QK1
F418
1920
113

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KOL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. DREIZEHNTER BAND

(DER GANZEN REIHE 113. BAND)

HERAUSGEGEBEN VON
DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 282 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 12 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1920

B 3.00

MISSOURI BOTANICAL GARDEN LIBRARY
NOV 7 1922

SHOUT
SHARE
IT

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

BIEDERMANN, W., Der Lipoïdgehalt des Plasmas bei Monotropa hypopitys und Orobanche (speciosa). Mit Tafel IV—V . . . . . 133—154

BRUCHMANN, H., Von der Selaginella helvetica im Vergleiche mit den anderen europäischen Selaginella-Arten. Mit 10 Textfiguren . 168—177

v. DERSCHAU, M., Pflanzliche Plasmastrukturen und ihre Beziehungen zum Zellkern. Mit Tafel VIII und IX . . . . . 199—212

DOPOSCHEG-UHLÁR, JOSEF, Versuche über die Umwandlung von Antheridienständen in dem vegetativen Thallus bei Marchantieen. Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel VII . . . . . 191—198

HEINRICHER, E., Ist die Mistel (Viscum album L.) wirklich nur Insektenblütler? Mit Tafel VI . . . . . 155—167

HERZOG, TH., Mitteilungen über neue und wenig bekannte Formen von Brutorganen bei Laubmoosen. Mit 6 Abbildungen im Text . 337—358

HIRMER, MAX, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Blätter einiger Palmen und Cyclanthaceen. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . . 178—189

HIRMER, MAX, Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte. Mit 225 Abbildungen im Text und Tafel X—XII . . . . . 213—310

KÖHLER, ERICH, Farnstudien. Mit 14 Abbildungen im Text . . . 311—336

STAHL, ERNST, Zur Physiologie und Biologie der Exkrete. Mit Tafel I—III . . . . . 1—132

VAN WISSELINGH, C., Untersuchungen über Osmose. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 359—420

Eingegangene Literatur 190, 421

Zur Physiologie und Biologie der Exkrete.

Von **Ernst Stahl.**

Mit 3 Tafeln.

I. Einleitung.

Von den mineralischen Stoffen, welche die Pflanzen aus dem Substrat aufnehmen, findet ein erheblicher Teil keine dauernde Verwendung. Das meiste Wasser entweicht als Dampf oder wird, besonders bei krautigen Gewächsen, in Gestalt von Tropfen ausgeschieden. Gelöste Salze häufen sich hauptsächlich im Zellsaft an, falls sie nicht durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen nach außen befördert werden; unlösliche Exkrete finden eine Ablagerungsstätte im Inneren der Zellen oder in deren Häuten.

Das Verhalten der Pflanzen gegenüber den mineralischen Exkreten wechselt in hohem Grade selbst innerhalb näherer Verwandtschaftskreise. Es gibt Gewächse, bei denen in Ermangelung von Ausscheidungsorganen an Blättern oder Stengeln alle aufgenommenen Stoffe, die nicht in gasförmigem Zustand entweichen können, im Inneren gespeichert werden, falls sie nicht etwa, was schwer und nur auf umständlichem Wege entschieden werden kann, teilweise wieder durch die Aufnahmeorgane selbst, durch die Wurzeln, beseitigt werden. Von dieser Frage, deren Bedeutung zu bestreiten mir fern liegt, mußte bei dieser Arbeit abgesehen werden, um die an sich schon sehr verwickelte, vielseitige Aufgabe nicht noch mehr zu erschweren. Behandelt werden also hier bloß die mineralischen Ausscheidungen der oberirdischen Teile, insbesondere der Blätter.

Zurückhaltung, Speicherung der Exkrete findet sich in höchstem Maße ausgeprägt bei stammsukkulenten Kakteen und Euphorbien, von denen nach außen tätige Exkretionsorgane an den vegetativen Teilen, abgesehen von ganz besonderen, später zu behandelnden Fällen, nicht bekannt sind und die nicht, wie andere Gewächse, denen gleichfalls äußere Ausscheidungsorgane fehlen, einen erheblichen Teil der Exkrete mit den abfallenden Blättern zu beseitigen vermögen. Das entgegen-

gesetzte Verhalten findet sich bei den meisten Kräutern, die allnächtlich durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen (Hydathoden) nicht nur Wasser, sondern auch darin gelöste Salze nach außen befördern. Zwischen beiden extremen Fällen bestehen zahlreiche Vermittlungsstufen.

Die anatomische und die physiologische Seite der Exkretfrage sind schon viel bearbeitet worden; auch mangelt es nicht an Zusammenstellungen der wesentlichen Errungenschaften auf diesem Gebiet. Einzelne Teilfragen hat man auch bereits von biologischen Gesichtspunkten aus beleuchtet; doch fehlt zur Zeit noch eine auf breiterer Grundlage fußende vergleichend-biologische Behandlung dieses viel versprechenden Gebiets. Sie verheißt dem Biologen reiche Ausbeute und dürfte außerdem den Physiologen zu manch neuer Fragestellung anregen.

Das Kalziumoxalat als Ausgangspunkt der Untersuchungen.

Am genauesten unterrichtet sind wir über die geformten Exkrete, da ihre Lokalisierung in den Gewebeelementen, ihr Entstehen und Verschwinden hier der mikroskopischen Beobachtung unmittelbar zugänglich sind. Schwieriger zu verfolgen ist das Verhalten gelöster Exkrete, die sich der unmittelbaren Wahrnehmung entziehen und deren Verhalten nur auf viel umständlicherem Wege erschlossen werden kann. Von den geformten Exkreten ist wiederum das Kalziumoxalat am häufigsten untersucht und in seinem Verhalten am genauesten bekannt.

Dieses sehr verbreitete Exkret diente als Ausgangspunkt von Untersuchungen, die zunächst einen ganz anderen Zweck verfolgten. Wie bekannt, hat Schimper[1]), der auf mikrochemischem Wege die Verarbeitung der mineralischen Nährsalze in Blättern eingehend verfolgte, nachgewiesen, daß die Nitrate, die sich im Dunkeln und bei trübem Wetter in den Blättern mancher Pflanzen anhäufen, bei starker Belichtung daraus nach kürzerer oder längerer Frist verschwinden. Schimper (I, pag. 24) war hierbei zu der Ansicht gelangt, daß die grünen Zellen eine Hauptrolle bei der Verarbeitung der Nitrate spielen; er neigte sogar zu der Annahme, daß bei grünen Gewächsen die Assimilation des Stickstoffs eine ausschließliche Chlorophyllfunktion sei. Wie bekannt, hat sich diese Ansicht, daß dem Chlorophyllkorn die Reduktion der Salpetersäure übertragen sei, nicht bestätigt. Der Prozeß spielt sich auch bei Lichtabschluß ab, falls ein hinreichender Vorrat geeig-

1) A. F. W. Schimper (I), Über Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. Bot. Zeitung 1888. Derselbe (II), Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.

neter Kohlehydrate vorhanden ist. Wenn nun auch meine bald nach dem Erscheinen der Schimperschen Arbeit ausgeführten Versuche und Beobachtungen über die Unabhängigkeit der Nitratzerlegung vom Lichte längst überholt sind, so dürfte deren Mitteilung doch dem einen oder anderen Fachgenossen willkommen sein, der sich durch einfache, auch als Demonstrationsversuche brauchbare Experimente von der Richtigkeit dieser so wichtigen Tatsachen zu überzeugen wünscht.

Zuvor möchte ich jedoch kurz auf den Zusammenhang vorliegender Arbeit mit den vorher erwähnten Untersuchungen hinweisen.

Bei einigen meiner Versuchsobjekte, insbesondere bei Viscum und Dianthus caryophyllus, war mir aufgefallen, daß mit der Abnahme und dem schließlichen Verschwinden der Nitratreaktion eine in manchen Fällen sehr beträchtliche Zunahme an Kalziumoxalat einherging. Diese Wahrnehmung schien mir zunächst geeignet als Ausgangspunkt zu dienen für die Förderung der noch immer umstrittenen Frage nach der Bedeutung der Kalziumoxalatbildung, andererseits aber auch Aussichten zu eröffnen für die Inangriffnahme von Fragen der vergleichenden Physiologie und Biologie der Exkrete, deren Erörterung diese Abhandlung gewidmet ist.

Nitratzerlegung bei Lichtabschluß.

Vorzüglich geeignete und zu jeder Jahreszeit leicht zu erhaltende Versuchsobjekte zur Feststellung der Nitratzerlegung in dunkel gehaltenen Blättern liefern zunächst die schon von Hansteen[1]) benutzten Wasserpflanzen, besonders solche, die in Quellbächen wachsen und mithin auch während des Winters in lebhafter Vegetation begriffen sind. Das von mir benutzte Material (Sium angustifolium, Veronica beccabunga, Nasturtium officinale, Callitriche species) entstammte einem rasch fließenden, klaren, niemals zufrierenden Quellbache, unter dessen Wasserspiegel die Blätter untergetaucht waren. Blätter und Stengel dieser Pflanzen zeigten, vom Herbst bis zum Frühjahr bei heiterem wie bei trübem Wetter, intensive Bläuung nach Vornahme der Diphenylaminprobe. Zu vergleichenden Versuchen sind besonders Veronica beccabunga und Sium angustifolium geeignet, da von ersterer gegenständige Blätter, von letzterer gegenständige Blattfiedern, also in bezug auf Alter und sonstige Verhältnisse ganz gleichmäßiges Material gewonnen werden kann. Mit einer Pinzette lassen sich von den Spreiten, an einander entsprechenden Stellen des

1) B. Hansteen, Über Eiweißsynthese in grünen Pflanzen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik 1899, Bd. XXXIII.

Randes, gleich große Stückchen zum Zweck der Diphenylaminprobe entnehmen, ohne den weiteren Verlauf der Versuche zu stören.

Läßt man derartige von ihren Trägern abgetrennte Spreiten oder Fiedern in kleinen Mengen reinen Brunnenwassers liegen, so ist in der kühlen Jahreszeit, bisweilen nach mehr als 2 Wochen, keine merkliche Abnahme der Nitratreaktion zu erkennen, falls die Objekte dunkel gehalten oder in einem von Norden her beleuchteten Zimmer, selbst in unmittelbarer Nähe des Fensters stehen. Am Südfenster ist dagegen, je nach der Witterung, bald früher, bald später, bei sonnigem Wetter aber immer schon nach wenigen Tagen jede Spur von Salpeterreaktion aus den Blättern verschwunden.

Zur Entscheidung der Alternative, ob die Reduktion der Nitrate auf einer direkten Wirkung des Lichtes auf den Chlorophyllapparat beruht, oder aber lediglich durch die Gegenwart reichlicher, assimilatorisch erzeugter Mengen von Kohlehydraten ermöglicht wird, enthebt man die nitratführenden Blätter der selbständigen Kohlenstoffassimilation, indem man sie direkt mit einem geeigneten Kohlehydrat ernährt.

Da Vorversuche gezeigt hatten, daß die Spreiten von Beccabunga und Sium in 10prozentigen Lösungen von Rohrzucker sich mit Stärke anreichern, wurden je ein Blatt und eine Fieder der genannten Pflanzen in eine Glasschale mit 10prozentiger Zuckerlösung gelegt, die Vergleichsobjekte dagegen in einer gleichen Menge reinen Wassers untergebracht. Beide Schalen wurden in einem Thermostaten bei 21° dunkel gehalten. Schon nach 3 Tagen war aus den mit Rohrzucker ernährten Spreiten jede Spur von Bläuung verschwunden, während die in Wasser liegenden Vergleichsobjekte sich noch ebenso intensiv bläuten wie beim Beginn des Versuchs. Legt man derartig behandelte Blattspreiten auf einen weißen Teller und betupft sie mit einigen Tropfen Diphenylaminsulfat, so erhält man Färbungsunterschiede, die auch einer größeren Zuhörerzahl bequem gezeigt werden können.

Minder geeignet zur Demonstration sind die Blätter von Landpflanzen, weil das Reagens viel langsamer in das Innere eindringt und die Bläuung sich daher langsamer einstellt. An zerriebenen Blattstücken oder an Querschnitten durch Blätter oder Blattstiele läßt sich jedoch auch hier zeigen, daß bei Lichtabschluß die Nitratreaktion allmählich abnimmt und schließlich verschwindet, falls für einen hinreichenden Vorrat von Kohlehydraten gesorgt ist. Bei Blättern, die reich an Reservestoffen sind, kann die künstliche Zufuhr von außen unterbleiben.

Ein Mitte März einem auf gedüngtem Acker stehenden Apfelbaum entnommener Zweig von Viscum album führte in den stärkereichen

Blättern reichlich Nitrate; schon ganz kleine Fragmente ergaben bei Diphenylaminbehandlung intensive Bläuung. Kleine Zweige, wie auch einzelne Blätter oder Blattstücke, die bei Lichtabschluß, bei 21° gehalten waren, zeigten schon nach wenigen Tagen, bei völlig gesundem Aussehen, keine Spur von Bläuung mehr.

Wenn gegen die Beweiskraft der Versuchsergebnisse mit Wasserpflanzen Einwände erhoben werden können, da hier das Verschwinden der Nitrate beruhen könnte auf der alleinigen Tätigkeit oder doch auf der Mitwirkung anderer Organismen — Bakterien oder Fadenpilzen — die bei diesen Versuchsbedingungen kaum auszuschließen sind, so fallen diese Bedenken weg bei den Blättern von Viscum und anderen Landpflanzen, die bloß in feuchter Atmosphäre gehalten werden oder doch nur destilliertes Wasser erhalten. Außer Viscum sind besonders die Nelke (Dianthus caryophyllus) und andere Caryophyllaceen geeignet. Den Blättern wurden nötigenfalls während oder schon vor Beginn der Versuche Nitrate, wie auch Kohlenstoff zugeführt in Gestalt von Rohrzucker oder Glyzerin, die zu Stärkeanhäufung führten. Diese wurde auch dadurch erzielt, daß die mit der Schnittfläche in destilliertes Wasser tauchenden Blätter tagüber in einer an Kohlensäure angereicherten Atmosphäre der Sonne ausgesetzt wurden. An derartig stärkereich gewordenen Blattstücken, die vor der Lichtentziehung noch starke Nitratreaktion zeigen, nimmt diese im Dunkeln rasch ab und ist nach wenigen Tagen verschwunden, während sie in den Vergleichsobjekten ohne Kohlehydratzufuhr unbegrenzt erhalten bleibt.

Zusammenfassung. Bei einer Reihe zur Demonstration geeigneter Versuche, durch die der Irrtum der Auffassung Schimpers der Nitratverarbeitung wiederum klar zutage trat, fiel es auf, daß mit der Abnahme und dem schließlichen Verschwinden der Nitrate eine bei manchen Pflanzen recht erhebliche Zunahme des oxalsauren Kalziums erfolgt. Diese Beobachtung ließ, wenn nicht die Lösung, so doch gewiß eine Förderung der viel umstrittenen Frage nach der Kalziumoxalatbildung erhoffen und war zugleich ein willkommener Ausgangspunkt für eine Reihe von Fragen, die sich auf die Physiologie und Biologie der Exkrete beziehen.

II. Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an Oxalsäure.

Indem ich in betreff der reichen Literatur über die Bildung von Kalziumoxalat auf die Zusammenstellungen von W. Benecke[1]), Fr. Czapek[2]), A. Onken[3]) und N. Patschowsky[4]) verweise, knüpfe ich direkt an die Arbeiten Schimpers an, die zu meinen eigenen Untersuchungen Anlaß gegeben haben.

Nach Schimpers Darlegung (Flora 1890) erscheint die giftige Oxalsäure in erster Linie als Nebenprodukt des Stoffwechsels, das normalerweise in starkem Maße auftritt. Für die Pflanze soll es daher eine Notwendigkeit sein, die Oxalsäure unschädlich zu machen oder mindestens aus dem Stoffwechsel auszuschalten. Schimper hatte mit Tradescantia Sellowiana gearbeitet und in Nährlösungen ohne Kalk Vergiftungserscheinungen an den Laubblättern und wachsenden Teilen der Pflanzen erzielt, die er auf die Wirkung reichgebildeter und angehäufter löslicher Oxalate zurückführte. Er verallgemeinerte diesen Befund, wobei er sich selbst den Einwand machte, daß im Widerspruch hierzu eine Anzahl Pflanzen ohne Schaden in ihren Geweben große Mengen von saurem oxalsauren Kali festhalten können. Hier aber — man denke an Oxalis, Rheum, Rumex, Beta u.s.f. — wies Schimper auf die Möglichkeit hin, diese Gewächse möchten abweichend von anderen ein großes Speicherungsvermögen für oxalsaure Salze haben, ähnlich wie Chenopodiaceen, Datura u. a. dies für starke, anderen Pflanzen gefährliche Ansammlungen von sonst unschädlichen Salzen besitzen. Während also bei diesen Gewächsen eine Beseitigung der Oxalsäure nicht erforderlich wäre, sollte sie bei anderen durch Kalkzufuhr gebunden und so unschädlich gemacht werden. Der ausgefällte Kalk sei ein Exkretstoff, bei dessen Bildung es in erster Linie auf die Beseitigung der Oxalsäure ankomme. Der Kalk habe mit dem Augenblick seine Funktion erfüllt, wo er mit Alkalioxalaten zusammentrifft und als Oxalat festgelegt wird.

---

1) W. Benecke, Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Bot. Zeitung 1903.

2) Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen, 1905, Bd. II, pag. 417.

3) A. Onken, Über die Bedeutung des Kalziums im Leben der Pflanzen unter eingehender Berücksichtigung des oxalsauren Kalkes. Prometheus 1917, Bd. XXVIII, pag. 185.

4) N. Patschowsky, Studien über Nachweis und Lokalisierung, Verbreitung und Bedeutung der Oxalsäure im Pflanzenorganismus. Diss. Jena 1917.

Von der Berücksichtigung nachträglicher Wanderungen des Kalkoxalates, die Schimper für verschiedene Blätter behauptet, kann in diesem Zusammenhang abgesehen werden, da hierin mehrere Forscher ihm entgegengetreten sind und vor allem, weil es sich hier allein um seine allgemeine Vorstellung über die Rolle der Oxalsäure handelt, die auch andere Forscher teilen und die durch Schimper den stärksten Ausdruck gefunden hat.

Nach einer anderen, von de Vries[1]), Pfeffer[2]) und Wehmer[3]) vertretenen Auffassung ist es im Gegenteil der Kalk, der im Überschuß aufgenommen die Bildung von Kalkoxalat veranlaßt. Von neueren Arbeiten, deren Ergebnisse für diese Ansicht sprechen, sind besonders zu nennen die von Benecke und Amar.

Benecke (l. c. pag. 80 u. ff.) hat die von Wehmer an Pilzen gemachten Erfahrungen an grünen, in Nährlösungen wurzelnden Pflanzen bestätigt. Bei Oplismenus, Fagopyrum, Tradescantia wurde die Bildung von oxalsaurem Kalk durch Zufuhr von Kalziumnitrat gefördert, durch solche von Ammon verringert. Die für das Gedeihen des Mais unerläßliche Zufuhr von Kalksalzen hatte dagegen „aus noch unbekannten Gründen keine Ausfällung von Kalkoxalat zur Folge“. In einem späteren Abschnitt wird zu zeigen sein, daß die meisten kein oder wenig Kalziumoxalat führenden Gewächse das überschüssige Kalzium in löslichen Verbindungen nach außen befördern.

Von großem Interesse für die in dieser Arbeit behandelten Fragen ist eine Arbeit von Amar[4]). Bei verschiedenen Caryophyllaceen gelang es ihm durch Anzucht der Samen in kalkfreien Nährlösungen völlig oxalatfreie Pflanzen zu ziehen. Vergleichende Versuche mit Pflanzen, zu deren Nährlösung Kalziumnitrat in verschiedenen, steigenden Proportionen zugefügt war, ergaben, daß Oxalatkristalle in den Blättern erst bei einer gewissen, nach den Arten wechselnden Konzentration des Nitrats auftreten, obwohl ein gutes Gedeihen auch schon bei geringerem Gehalt zu beobachten ist. Anfangs ziemlich selten, nehmen die Kristalle mit steigendem Nitratgehalt an Zahl zu. Mit der

---

1) H. de Vries, Über die Bedeutung der Kalkablagerungen in der Pflanze. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1881, Bd. X.

2) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., 1881, pag. 304.

3) Wehmer, Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Bot. Zeitung 1891.

4) Amar, Maxime. Sur le rôle de l'oxalate de Calcium dans la nutrition des végétaux. Thèse, Paris 1904.

vermehrten Kristallbildung wächst die Kohlenstoffassimilation keineswegs; sie geht schon ebenso gut vor sich, wenn noch keine oder fast gar keine Kristallauscheidung zu beobachten ist. Bei geringer Nitratzufuhr soll das Kalzium ganz beim Aufbau und den „Verrichtungen“ verwendet werden. Bei Aufnahme im Überschuß wird es als nicht verwertbares Exkret im Oxalat abgeschieden. Seine Bildung dient also der Beseitigung des überschüssigen Kalkes und nicht der Schadlosmachung der Oxalsäure.

Die genauere Untersuchung der Verteilung der Kristalle in Blättern, Stengeln und Wurzeln verschiedener Gewächse, insbesondere von Caryophylleen, ergibt eine Abnahme ihrer Zahl, je mehr man sich von den Blättern entfernt und sich dem Stengel, dem Rhizom und endlich den Wurzeln nähert. Bei der sehr oxalatreichen Saponaria officinalis finden sich manchmal vereinzelte Kristalle in den Wurzeln, während sie bei anderen Arten (z. B. Dianthus Carthusianorum), wo sie weniger zahlreich sind, in den Wurzeln fehlen. Amar schließt hieraus auf eine Abwärtswanderung der in größeren Mengen entstandenen Stoffe, aus denen die Kristalle hervorgehen. Eine Wiederauflösung dieses Exkretes, wofür verschiedene Forscher Belege angeführt haben, konnte Amar nirgends beobachten, auch dann nicht, wenn die Versuchsobjekte in kalkfreie Nährlösungen versetzt, also in Ermangelung von verwendbaren Kalziumverbindungen, nur eine geringe Zahl neuer Blätter zu bilden vermocht hatten. Die neuen Spreiten blieben frei von Kristallen; in den älteren trat keine Abnahme ein. Das Kalziumoxalat ist also bei den untersuchten Gewächsen ein selbst in der Not nicht weiter verwendbares Exkret.

Die Ergebnisse von Amar, wie auch die seiner Vorgänger, sind bei Versuchen mit ganzen Pflanzen erzielt worden, also unter Bedingungen, die den natürlichen Verhältnissen entsprechen. Es schien sich mir nun zu empfehlen, auch einzelne Pflanzenteile, insbesondere Blätter oder Blattstücke, zu verwenden. Den Einwand, daß dies keine normale Umstände seien, lasse ich gelten; es hat sich aber gezeigt, daß sich unter Umgehung der Wurzeltätigkeit viel rascher und auf weniger umständlichem Weg überzeugende Beweise erzielen lassen, deren Richtigkeit auch aus Dauerpräparaten ohne weiteres ersehen werden kann. Auch haben die bisherigen Untersuchungen, wenn wir von Wehmers Pilzversuchen absehen, sich fast nur auf die Zerlegung der Nitrate beschränkt, hingegen andere Kalziumverbindungen, durch deren Heranziehung weitere Belege für die regulatorische Bildung von Oxalsäure auch bei grünen Pflanzen erhofft werden konnten, nicht berücksichtigt. Vorzüge der Versuchs-

anstellung mit abgetrennten Blättern sind also die Zufuhr bestimmter Salze ohne fremde Beimischung zu den Blättern, ferner die Möglichkeit der Anwendung konzentrierterer Lösungen, die von den Wurzeln nicht ertragen würden. Die Anreicherung der Blätter oder Blatteile mit Kohlehydraten ist außerdem leichter zu erreichen als bei ganzen, in Wasserkulturen wurzelnden Pflanzen.

Der Schilderung der Versuche ist vorauszuschicken, daß zur Feststellung der Bildung, wie auch der Zunahme von Kalkoxalat, wo solches schon vorhanden war, eine Auswahl geeigneter Pflanzen zu treffen ist. Viele Gewächse (z. B. Cruciferen, Papaveraceen, Saxifragaceen, Campanulaceen, Equiseten) bilden keine Kristalle in den Blättern, auch wenn ihnen Stickstoff nur als Kalziumnitrat zugeführt wird. Bei einer großen Anzahl der ebengenannten Pflanzen wird das überschüssige Kalzium in leicht löslichen Kalksalzen durch Wasserspalten, Wasserdrüsen oder auf anderem Wege ausgeschieden. Aber auch von den reichlich Kalkoxalat speichernden Pflanzen sind für unseren Zweck nicht alle verwendbar. Sind nämlich bei Beginn des Versuches schon zahlreiche Kristalle vorhanden, so wird ihre Zunahme an Zahl und Größe auf mikroskopischem Wege nicht immer leicht erkannt werden können, falls die hinzugekommenen Bildungen sich nicht durch Besonderheiten der Gestalt oder Lage von den ursprünglich vorhandenen unterscheiden. Auch scheint es Pflanzen zu geben, in deren Blättern die Fähigkeit, die zugeführten Kalziumverbindungen zu zerlegen, frühzeitig erlischt, wie dies schon von gewissen Raphidenpflanzen bekannt ist, vielleicht aber auch bei Gewächsen mit anders gestalteten Kristallen vorkommen mag.

Versuche mit künstlicher Zufuhr von Kohlehydraten.

Bei der Ausführung dieser Versuche wurden breitere Blätter der Länge nach halbiert, von schmalen auch 2 bis 3 cm lange Stücke verwendet. Jedesmal wurden Vergleichsstücke lebend oder in Alkohol aufbewahrt. Die Versuchsstücke tauchten in eine Lösung, die auf 100 ccm destillierten Wassers 10 g Rohrzucker und 1 g Kalziumnitrat enthielt. Das ganze wurde wurde bei Lichtabschluß in einem Thermostaten bei etwa 25° C untergebracht. Im folgenden sind die unter den genannten Bedingungen entstandenen Neubildungen von Kalziumoxalat der Kürze halber als Adventivoxalat bezeichnet, mit welchem Ausdruck nichts anderes gesagt sein soll, als daß sie eben zu den bereits vorhandenen Kristallen neu hinzugekommen sind.

Dianthus caryophyllus.

Die schon von Amar benutzten Caryophyllaceen lieferten das vorzüglichste Objekt für die Adventivoxalatbildung. Wir verfertigeu Querschnitte durch ein junges noch nicht ausgewachsenes Blatt um Anordnung, Zahl und Größe der bereits vorhandenen Kristalle festzustellen. Es kommen vereinzelt stattliche große Drusen dieses Salzes im Mesophyll vor, besonders in den Zellen der Blattmitte. Die Größe der Drusen beträgt durchschnittlich 50 μ, kann aber in einzelnen Fällen 80 μ erreichen. Große Drusen finden sich in der Zellreihe, welche die Sklerenchymfaserstränge der stärkeren Gefäßbündel scheidenförmig umgibt. Einzelkristalle in Oktaeder- oder Säulenform von nur 4—8 μ Größtdurchmesser sind sehr selten und im Vergleich zu den nachher zu besprechenden Adventivbildungen von keiner Bedeutung für das anatomische Bild. Oft sucht man, selbst an ganz alten Blättern, vergeblich nach ihnen. Fig. 1, Taf. I gibt einen etwas schematisierten Querschnitt durch ein überwintertes völlig ausgewachsenes Blatt. Auf der rechten Hälfte sind die normaliter vorhandenen Drusen (Fig. 2) dargestellt, auf der linken diese mit dem nach künstlicher Zufuhr von Kalziumnitrat entstandenen Adventivoxalat, dessen Bildung in verschiedener Weise veranlaßt werden kann. Längsgespaltene Blattstücke können mit eingetauchter Schnittfläche in niedrigen Flüssigkeitsmengen gehalten werden oder ganze Stücke werden nur mit dem Grund, der Schnittfläche, mit der Lösung in Berührung gebracht. Dabei ist immer darauf zu achten, daß die Blätter irgendwo mit der Luft in Berührung bleiben. Das erste Verfahren bietet den Vorteil einer leichteren Salzaufnahme, das andere den einer geförderten Atmung.

Werden nun an den folgenden Tagen wiederholt Querschnitte verfertigt, so läßt sich die allmähliche Anreicherung an Oxalat verfolgen. Sie kann schließlich so weit gehen, daß sie sich schon beim Schneiden an dem zunehmenden Widerstand und deutlich hörbarem Knirschen bemerkbar macht.

Die Neubildungen sind vornehmlich Einzelkristalle von oft ansehnlicher Größe (Fig. 3, 4, 6) oder Aggregate kleiner Kristalle (Fig. 5). In etwa gleicher Menge findet sich als ganz neue Erscheinung in den Mesophyllzellen Kristallsand, entweder lose oder als Haufen zusammenhängender Körnchen. Der Sand umgibt vielfach mantelförmig die Einzelkristalle (Fig. 7, 8), schließlich so weit, daß ihre Oberfläche sich vollständig dem Blick entzieht und ihre Gegenwart nur durch die regelmäßige Gestaltung des Ganzen verraten wird. Wahrscheinlich gibt

es auch Drusen, die als solche angelegt worden sind und sich nachträglich noch vergrößert haben, was sich aber nicht immer bestimmt erkennen läßt.

Als Einzelbeispiel sei folgendes erwähnt. Ein Blatt wurde seitlich der Mittelrippe längs zerlegt und die ungleichen Teile in der Weise behandelt, daß das kleinere, etwa ein Viertel der ganzen Blattbreite fassende Stück in 10 %igе Rohrzuckerlösung mit 1 %igem Kalknitrat in der oben angegebenen Art gebracht wurde, das größere Vergleichsstück in destilliertes Wasser mit 10 %igem chemisch reinem Rohrzucker ohne Salzzusatz. Nach dreitägigem Aufenthalt im dunkeln Wärmeschrank bei etwa 25° C zeigten beide Blattstücke in genau einander entsprechenden Teilen sehr beträchtliche Unterschiede. Die mit Kalknitrat ernährte Seite enthielt auf dem Querschnitt 25 Drusen, 19 große Tafelkristalle und 39 dicht von Kristallsand umhüllte Tafeln. Das Vergleichsstück zeigte dagegen auf gleich dickem, aber dreimal breiterem Querschnitt nur 21 Drusen ohne irgendwelche andere Kristallbildungen.

Mit ähnlichem Ergebnis lassen sich als Kohlenstoffquelle für die Oxalsäurebildung auch Traubenzucker und Glyzerin verwenden. Bei Darbietung von 10 %igem Glyzerin erfuhren die Blätter bei Gegenwart von Kalknitrat in 3 Tagen eine Anreicherung, die sich auf 60 bis 70 große Tafelkristalle mit und ohne Sand für den halben Querschnitt belief.

Viscum album.

In den frisch eingesammelten einjährigen Blättern dieser Pflanze finden sich reichliche Mengen von Kalkoxalat in Gestalt von großen Drusen (Fig. 9, 10) von rund 40 μ Durchmesser. Daneben gibt es auch typische Sphärokristalle gleicher Größe, äußerst selten aber tafelförmige Einzelkristalle, die meist nur 6, 8 bis 12 μ im Durchmesser groß sind. Diese Gebilde liegen im Assimilationsparenchym zerstreut, durchweg in etwas kleineren, sonst inhaltarmen Zellen, bisweilen aber auch in Zellen, die im übrigen den Assimilationszellen völlig gleich sehen.

Teile derselben Blätter, die 2—3 Tage in der oben genannten Lösung gelegen hatten oder in sie eingetaucht gewesen waren, zeigten an durchsichtig gemachten Schnitten schon bei schwacher Vergrößerung einen ganz auffallenden Unterschied in bezug auf Größe und Anzahl der Kristalle. Die anfangs vorhandenen, kugeligen Kristalldrusen hatten zwar ihren Durchmesser nicht vergrößert, wohl aber hatten sich an sie schön ausgebildete Adventivkristalle meist in Gestalt von Säulen angesetzt, die ihnen bald seitlich ansaßen (Fig. 13, 14), sie auch ganz

einschlossen (Fig. 12). In manchen Zellen fanden sich (Fig. 15) neben den ursprünglich vorhandenen Kugeln Säulen und kleine Sphärokristalle; auch fehlte es nicht an schönen Kristallen in Zellen, die vorher völlig kristallfrei waren (Fig. 11). In den bloß mit Zucker ernährten Vergleichsstücken fehlte jede Spur von Neubildungen.

Tradescantia zebrina bildet bei Zufuhr von Kalziumverbindungen gleichfalls große Mengen von Adventivkristallen. Auf Taf. II, Fig. 17 unten sind einige Epidermiszellen der Blattoberseite dargestellt, und zwar von einer an Kristallen reichen Stelle. Die Figur oben zeigt die beträchtliche Menge von Neubildungen, die in einer entsprechenden Stelle desselben Blattes entstanden waren nach siebentägigem Verweilen in einer 5%igen Lösung von Kalziumsaccharat. Verschieden große Säulen, Stäbchen, wetzsteinförmige Kriställchen finden sich hier in buntem Durcheinander.

Versuche bei selbständiger Kohlehydratbildung.

Außer den bei Lichtabschluß ausgeführten Versuchen, in denen die Ernährung durch Zufuhr von organischen Stoffen stattfand, wurden solche unter Mitwirkung des direkten, wo es notwendig schien, durch Papierschirme gemilderten Sonnenlichts vorgenommen. Die Objekte tauchten mit der Schnittfläche in eine 1%ige Kalknitratlösung oder schwammen an deren Oberfläche. Die Lösung befand sich in einer kohlensäurereichen Atmosphäre.

Mehr oder weniger reiche Bildung von Adventivoxalat wurde erzielt in den Blättern von Convolvulus arvensis und C. sepium, Dianthus caryophyllus, Lychnis viscaria, Saponaria officinalis, Ribes alpinum, Robinia pseudoaccacia, Poterium sanguisorba, Platanus orientalis, Rumex obtusifolius, Rheum rhaponticum, Fagopyrum esculentum, Chenopodium bonus Henricus, Viscum album, Vallisneria spiralis, Elodea densa, Ceratophyllum demersum, Myriophyllum verticillatum, Panicum plicatum, Bambusa spec.

Diese Versuchsanstellung bietet den Vorzug, daß die bei Zuckerfütterung fast unvermeidliche, nach längerer Zeit sich einstellende Verschimmelung der Blätter vermieden wird. Es lassen sich daher beblätterte Sprosse, auch abgetrennte Blätter tage-, ja wochenlang unter Glocken frisch erhalten und mit Kristallen anreichern.

In den bisherigen Versuchen wurde die Kristallzunahme aus dem optischen Bilde erschlossen. Um jedoch ihren Betrag wenigstens

für zwei Fälle quantitativ festzustellen, führte ich folgende Versuche durch:

Zweige von Saponaria officinalis wurden mit ihren Schnittflächen in durch Wasserzusatz stets etwa 1 %ige Kalziumnitratlösung gestellt und im Freien einer Belichtung ausgesetzt, die zur Zeit des höchsten Sonnenstandes durch einen benachbarten Strauch gemildert wurde. Unter der durch Wasser abgeschlossenen Glocke stand ein Gefäß mit Marmor, dem täglich verdünnte Salzsäure zugesetzt wurde. Die Versuchsdauer betrug 5 Wochen. Die Witterung wechselte während dieser Zeit sehr, meistens war sie ungünstig. Die Blätter waren durchaus gesund geblieben.

Herr Dr. Weyland hatte die Freundlichkeit, die quantitative Bestimmung vorzunehmen.

In den frisch den im Garten stehenden Pflanzen entnommenen Blättern betrug die Menge des an Oxalsäure gebundenen Kalziums 1,5835 % des Trockengewichts; in den mit Kalziumnitrat ernährten war sie auf 1,9845 % gestiegen, hatte also um 25,3 % zugenommen.

Eine weitere Analyse betraf Dianthus caryophyllus. Von 20 Blattpaaren wurde je ein Blatt sofort getrocknet, das gegenständige, mit der Trennungsfläche in eine 1%ige Kalziumnitratlösung tauchend, unter einer Glocke in kohlensäurereicher Luft am Südfenster aufgestellt. Nach wenigen Tagen wurden diese Blätter gleichfalls getrocknet und die Bestimmung auf Kalzium und Oxalsäure vorgenommen. Lösliche Oxalate waren in beiderlei Blättern nicht nachzuweisen.

100 g Trockensubstanz der nicht künstlich ernährten Blätter enthielten 0,1523 g an Oxalsäure gebundenes Kalzium, welches bei den ernährten auf 0,9622 g gestiegen war, also mehr als das Sechsfache betrug, ein Ergebnis, das wohl auf die günstigeren Aufnahme- und Ernährungsbedingungen in diesem zweiten Versuch beruhen wird. Der Einwand, es könnte die Zunahme der Kristalle auf Ausfällung bereits vorhandener freier oder gebundener Oxalsäure beruhen, ist angesichts solch beträchtlicher Anhäufungen hinfällig. Auch wo Neubildungen nicht so massenhaft auftreten, läßt sich die stetige, im Lauf der Tage erfolgende Zunahme durch wiederholte Untersuchung von Querschnitten in der Nähe der das Nitrat aufnehmenden Schnittfläche feststellen. Der obige Einwand läßt sich auch durch das Ergebnis von Parallelversuchen entkräften, in denen die Zufuhr von organischen Verbindungen unterbleibt und den Blättern nur die Kalziumnitratlösung zur Verfügung steht. Es zeigt sich dann entweder keinerlei Zunahme oder es sind doch nur schwache Anzeichen einer solchen zu erkennen.

Zufuhr von anderen anorganischen und organischen Kalziumverbindungen.

Die Bildung des Kalziumsoxalats, die in vielen Fällen die als Vorstufe zur Eiweißbildung zu betrachtende Zerlegung des Kalziumnitrats begleitet, wird durch die geschilderten Versuche von neuem bekräftigt. Sie ist die Veranlassung gewesen, dem Kalzium eine besondere Aufgabe im Stoffwechsel zuzuschreiben. Die beiden Standpunkte zu dieser Frage sind früher (pag. 6) dargelegt worden. Die bisherigen Versuchsergebnisse lassen sowohl die eine wie die andere Deutung zu. Gelänge es aber zu zeigen, daß die Zufuhr von anderen Kalksalzen, deren Säuren in keiner Beziehung zur Eiweißbildung stehen, ebenfalls die Bildung von Adventivoxalat zur Folge hat, so würde die Annahme, die in de Vries ihren Hauptvertreter gefunden hat und die in dem Satze gipfelt, „daß die Oxalsäure gebildet wird, um den überschüssigen Kalk unschädlich zu machen", eine kräftige Stütze erhalten. Mit den für derartige Versuche besonders geeigneten Nelkenblättern war dieser Nachweis leicht zu erbringen.

Hierzu wurden zwei Versuchsreihen angestellt: 1. mit anorganischen, 2. mit organischen Kalksalzen. Die Versuchsdauer betrug 5 bzw. 6 Tage, die Temperatur 22—23°. Die Blätter entstammten jungen kräftigen Pflanzen. Wo im Folgenden Rohrzucker angegeben ist, fand er sich in 10%iger Konzentration. Zur Prüfung der Ergebnisse wurden möglichst gleich dicke Querschnitte, etwa $^1/_2$ cm oberhalb der Eintauchstelle, ausgeführt.

1. Anorganische Kalksalze.

Es wurden fünf Salze auf ihre Wirkung geprüft, das eine Mal allein, das andere Mal mit Rohrzuckerzusatz.

Kalziumnitrat 1%ig mit Zucker: äußerst viele Adventivbildungen; die Vergleichshälfte ohne Zucker: einige wenige Neubildungen.

Kalziumchlorid (granuliertes) 1%ig. Mit Zucker: über 40 vielfach von Sand umgebene Tafelkristalle. Ohne Zucker: im Mittel 7 meist kleine Tafeln zum Teil mit Sand.

Kalziumsulfat (gesättigt). Mit Zucker: im Mittel 14, ohne Zucker 8 Tafelkristalle.

Monokalziumphosphat, Lösung von 1 g auf 100 g kochenden Wassers. Mit Zucker: 11 kleine Einzelkristalle; ohne Zucker: deren 7—10.

Kalziumkarbonat. Nach Aufnahme einer Lösung, die durch Einleiten gereinigter Kohlensäure in destilliertes Wasser mit fein ge-

pulvertem Marmor gewonnen worden war, waren fast nur an der Eintauschschnittfläche sehr zahlreiche Neubildungen vorhanden.

2. Organische Kalksalze.

Die Querschnitte wurden hier unmittelbar an der Eintauchstelle ausgeführt, so daß die Ergebnisse nicht mit der bisher mitgeteilten direkt vergleichbar sind. Versuchsdauer: 6 Tage.

Zitronensaures Kalzium (gesättigte Lösung). Etwa 39 Neubildungen, und zwar freie oder von Sand umhüllte Tafeln.

Essigsaures Kalzium, 1 %ig. Etwa 20 Neubildungen wie oben.

Apfelsaures Kalzium, 1 %ig. Nur wenige (im Mittel 4) große Tafeln mit Sandhülle und viele (im Mittel 20) kleine Säulen (2 –12 μ).

Saures weinsaures Kalzium, 1 %ig. Wenig Einzeltafeln, daneben in zahlreichen Zellen loser Kristallsand in dem Blatteil oberhalb des abgestorbenen Schnittflächengewebes.

Neubildungen unterblieben in 1 %igen Lösungen von milchsaurem und buttersaurem Kalk.

Zuckerkalk (Calcium saccharatum) erwies sich, wie schon auf pag. 12 für Tradescantia gezeigt worden ist, als besonders günstig, da er den doppelten Vorzug hat, äußerst diffusibel zu sein und neben dem Kalzium Zucker als günstige Kohlenstoffquelle zu enthalten. Von Nachteil ist allerdings seine Eigenschaft, durch die von den Blattstücken ausgeatmete Kohlensäure zersetzt zu werden, wobei das Kalzium als Karbonat ausgefällt wird, das dann in dichten Krusten nicht nur die Schnittflächen überzieht, sondern auch im Inneren der Blätter, ja selbst in den Zellen sich ansammelt. Verzögert wurde diese hier unliebsame, vielleicht aber bei gewissen Zellstudien verwertbare Erscheinung dadurch, daß die Gläser mit den Versuchsobjekten in größere, durch Wasser abgeschlossene Behälter, die Kalilauge zur Absorption der Kohlensäure enthielten, untergebracht wurden. In 5—10% ig angesetzten Lösungen von Zuckerkalk wurden ganz erhebliche Mengen von Adventivkristallen erzielt, die allerdings erst nach vorhergehender Behandlung mit Essigsäure deutlich sichtbar sind.

Von Versuchsergebnissen, die unter ähnlichen Bedingungen mit Blättern anderer Gewächse erzielt worden sind, erwähne ich folgende. Mehr oder weniger starke Anreicherung an Kalziumoxalat bei Ernährung mit zitronensaurem Kalk bei: Viscum album, Menyanthes trifoliata, Ceratophyllum, Potamogeton lucens; mit essigsaurem Kalk bei:

Viscum, Myriophyllum; mit apfelsaurem Kalk bei: Potamogeton; mit saurem weinsaurem Kalk bei: Viscum, Saponaria; mit buttersaurem Kalk bei: Elodea densa; mit Zuckerkalk bei: Humulus, Beta vulgaris (Blatt), Rumex obtusifolius, Saponaria, Allium cepa (Zwiebelschuppen), Elodea, Vallisneria.

Die mitgeteilten Versuche zeigen, daß die verschiedenen Kalksalze nicht gleichgut geeignet sind, Oxalsäurebildung hervorzurufen, wobei die Art der jeweils gebotenen Säure maßgebend sein dürfte. Andererseits wird durch den Ausfall der Oxalatbildung bei Darbietung von milch- und buttersaurem Kalzium von neuem klar, wie wenig fertig gebildete, freie oder gebundene Oxalsäure die Blätter, z. B. von Dianthus, enthalten. Die Versuche können nicht darüber entscheiden, ob die organischen Säuren der angeführten Kalksalze Kohlenstoffspender für die Oxalsäurebildung gewesen sind. Die verwendeten Blätter waren, da sie sich im winterlichen Zustand befanden, meist reich an Reservestoffen. So erklären sich auch die Adventivbildungen in den Fällen der ersten Versuchsreihe, wo gar kein Zucker dargeboten wurde.

Das allgemeine und für uns wichtige Ergebnis aber ist, daß Zufuhr von verschiedenen anorganischen und organischen Kalkverbindungen die Nelke und auch andere Gewächse, die gewöhnlich „sekundäres“ Oxalat anhäufen, zur fortgesetzten Bildung von Oxalsäure anregt, ein Vorgang, der nach Größe und Menge der Kristalle zu urteilen, längere Zeit vor sich gehen kann und der an das von Wehmer (Bot. Zeitung 1901) entdeckte Verhalten gewisser Pilze erinnert, bei denen Oxalsäure gebildet wird, falls die entstehende Säure wieder durch Basen, z. B. Kalziumkarbonat, gebunden wird. Während aber jene Pilze (z. B. Aspergillus niger, Penicillium glaucum) schon von vornherein Oxalsäure bilden, und zwar so lange, bis die Kulturflüssigkeit eine mäßige Ansäuerung erfahren hat, scheint bei Dianthus Oxalsäure in nachweisbarer Menge nur bei Zutritt von Kalksalzen zu entstehen. Besonders hervorgehoben sei hier, daß bei Ernährung von Dianthusblättern mit einer Lösung von 10%iger Rohrzucker- und 1%iger Kaliumnitratlösung, auch nach 3 Tagen Oxalsäure nicht nachzuweisen war. Wenn nun auch sehr geringe Mengen von Oxalsäure dem sicheren Nachweis sich entziehen mögen, so geht doch aus den geschilderten Versuchen mit Deutlichkeit hervor, daß auch ohne die Gegenwart von Nitraten Oxalsäure in großen Mengen gebildet werden kann; andererseits wird aus dem Wegfall der Oxalsäurebildung bei Zufuhr von Kaliumnitrat klar, daß die Nitrate als solche gar nicht maßgebend sind.

Das Wesentliche ist vielmehr, das bei der Verarbeitung der Salpetersäure erfolgte Freiwerden des Kalkes, der die immer weiter vor sich gehende Bildung von Oxalsäure veranlaßt.

III. Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an andere Säuren.

Die Beseitigung des überschüssigen Kalziums durch Bindung an Oxalsäure, unter Bildung des kristallinischen Kalkoxalats, ist eine bei äußerst zahlreichen Gewächsen wiederkehrende Erscheinung. Weit seltener wird es als Karbonat in Zellhäuten oder in ihren Auswüchsen (Cystolithen) niedergelegt; bei fleischigen, saftreichen Blättern können erhebliche, an anorganische und organische Säuren gebundene Mengen im Vakuolensaft oft weitlumiger Zellen untergebracht werden. Wie die chemische Untersuchung des Aschengehalts von Blättern ergeben hat, ist deren Kalkgehalt äußerst verschieden sowohl nach den Arten als auch nach den Ernährungsverhältnissen und dem Lebensalter.

Aus den in Pflanzenteilen, insbesondere in den Blättern, enthaltenen Kalkmengen einen Rückschluß auf die Menge der aufgenommenen und verarbeiteten Kalksalze zu ziehen, wäre also durchaus fehlerhaft. Kalkreiche Asche braucht nicht immer auf besonders starker Aufnahme zu beruhen, umgekehrt kann aus Kalkarmut nicht ohne weiteres, wie dies z. B. Kohl[1]) getan hat, auf geringe Aufnahme von Kalziumsalzen geschlossen werden. Ein mehr oder weniger erheblicher Teil des aufgenommenen Kalziums kann bei der Guttation in gelöstem Zustande ausgeschieden, ein anderer mit den abgestoßenen Teilen, hauptsächlich den abfallenden Blättern, beseitigt werden.

Es sind also den Pflanzen verschiedene Möglichkeiten gegeben, sich des überschüssigen Kalziums zu entledigen. Bald mag ein Weg allein, bald mögen mehrere nebeneinander benutzt werden.

Verschiedene Forscher haben sich für eine Beteiligung der Wurzeln an diesem Vorgang ausgesprochen.

So sollen nach Déléano[2]) große Mengen der aufgenommenen

---

1) Kohl, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, pag. 64 u. ff. Marburg 1889.

2) Déléano, N. T., Étude sur le rôle et la fonction des sels minéraux dans la vie de la plante. Instit. bot. de l'Univ. de Génève 1907, Série 7, fasc. 9.

Salze wieder durch das Wurzelwerk ausgeschieden werden. In demselben Sinn äußert sich Mazé[1]).

Erwähnt sei hier auch eine Angabe von Severini[2]), der an den Wurzeln von Hedysarum coronarium eigenartige Anhängsel gefunden hat, die in dem Inneren lebender Zellen Kalziumkarbonat als Exkret enthalten.

Die nur auf sehr umständlichem Wege festzustellende Beteiligung der Wurzeln habe ich auf sich beruhen lassen müssen und lediglich die an den Blättern vor sich gehende Exkretion, über die schon vieles bekannt ist, näher zu würdigen versucht.

Von den von Blättern ausgeschiedenen Exkreten ist das Kalziumkarbonat am häufigsten behandelt worden, weil es unmittelbar sichtbar ist und oft massenhaft vorkommt. Die Zahl der Pflanzen, die nach Aufnahme von Kalksalzen kein Kalkoxalat speichern, wohl aber den Kalk an andere Säuren — vornehmlich an Kohlensäure binden — und ihn so beseitigen, ist sehr groß und umfaßt oft ganze Familien. Es sei jedoch gleich hinzugefügt, daß auch viele Oxalat speichernde Gewächse außerdem noch gelöste Kalksalze ausscheiden.

Ausscheidung von kohlensaurem Kalk.

Während Kalziumoxalat bei den höheren Pflanzen, abweichend von den Pilzen, bloß im Inneren der Gewebe auftritt, findet sich Kalziumkarbonat sowohl im Innern als auch an der Oberfläche von Pflanzen ausgeschieden. Wenn wir von Wasserpflanzen absehen, deren Kalküberzüge verschiedener Herkunft sein können, so finden wir an der Blattfläche mancher Gewächse, z. B. Plumbagineen, Farne, Saxifragen, Rhinanthaceen, bald mehr diffuse, bald streng lokalisierte außen aufsitzende Kalkkrusten deren Herkunft aus besonderen Exkretionsorganen oft untersucht worden ist. Im Innern der Pflanze tritt das Kalziumkarbonat relativ selten im Zellumen, häufig dagegen in den Membranen auf (Cystolithen und verwandte Gebilde, Borstenhaare). Schimper (Bot. Zeitung 1888, pag. 148) hat schon die Vermutung ausgesprochen, daß bei der Verarbeitung der Kalksalze das Kalzium nicht nur an Oxalsäure, sondern „wahrscheinlich noch an andere Säuren, z. B. Kohlensäure gebunden“ und dem Stoffwechsel entzogen werden könne. Es

---

1) Mazé, Sur l'excrétion des substances minérales et organiques par les racines et les stomates aquifères. Comptes rendus 1911, pag. 1624.

2) Severini, G., Particolarita morfologiche ed anatomiche nelle radici dell' Hedysarum coronarium (Ann. di Botanica VII, 1908). Zitiert nach Bot. Zentralblatt 1909, II, pag. 49.

ist leicht, bei einer Reihe von Pflanzen den Beweis für die Richtigkeit der Schimperschen Vermutung zu erbringen, eine Vermutung, der sich auch Kohl (l. c. pag. 143) für die Karbonatablagerungen in Zellhäuten, Cystolithen angeschlossen hat. Vor der Schilderung eigener Beobachtungen muß ich hier die ausgezeichnete Arbeit Ruhlands[1]) erwähnen, die erst nach Fertigstellung dieses Abschnitts veröffentlicht worden ist.

Bei einer über ein halbes Jahr dauernden Wasserkultur von Statice Gmelini, die als alleinige Stickstoffquelle Kalziumnitrat erhalten hatte, kam es weder zu einer merklichen Vermehrung der schon normalerweise öfters nur in Spuren vorhandenen Oxalsäurebildung, noch zur Ausscheidnung von Kalkoxalat. Bei Armeria vulgaris wird der Kalk unter natürlichen Verhältnissen in großen Mengen als saures Karbonat ausgeschieden; bei einigen Analysen bestand die Asche des festen Sekretrückstandes bis zu 88% aus CaO.

Bei diesem Sachverhalt neigt Ruhland zu der Annahme, daß den Drüsen hier die Beseitigung der überschüssigen Basen zufällt, so daß die Bindung an die gleichwohl vorhandene Oxalsäure unterbleiben kann. Da er auch im Sekret keine an andere Basen gebundene Oxalsäure nachweisen konnte, dürfte diese hier eine andere Rolle spielen.

Soweit die Ausführungen Ruhlands aus denen sich ergibt, daß bei gleichzeitiger Gegenwart von Oxalsäure und Kalziumverbindungen in den Blättern nicht unter allen Umständen Kalkoxalat zu entstehen braucht, das Kalzium vielmehr als lösliche Verbindung, hier als Bikarbonat aus den Blättern geschafft wird.

In den vegetativen Organen der Cruciferen sind (Solereder pag. 71) Kristalle von oxalsaurem Kalk niemals beobachtet worden; bei vielen Arten sind dafür die dicken Haarwände und ihre Knötchen mit kohlensaurem Kalk inkrustiert. Hier lag die Vermutung nahe, daß die Cruciferen durch Zufuhr von Kalziumsalzen zur Bildung von Adventivkarbonat gezwungen werden können. Als sehr günstiges Versuchsobjekt erwies sich Arabis albida, von der Ende März kräftige, mit der Schnittfläche in 1% Kalziumnitrat tauchende Blätter in mit Kohlensäure angereicherter Luft während 3 Tagen der Sonne ausgesetzt wurden. Die mikroskopische Untersuchung ergab niemals Spuren von Kalziumoxalat, wohl aber die Gegenwart von großen, gelb-

1) W. Ruhland, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrbücher für wissensch. Botanik 1915, Bd. LV.

lich gefärbten kugeligen und halbkugeligen Anhäufungen von Kalziumkarbonat in den Interzellularräumen. Die in Essigsäure aufbrausenden, bei Behandlung mit Schwefelsäure die Entstehung von Gipsnadeln veranlassenden Gebilde saßen stellenweise gehäuft den Parenchymzellen, besonders denen des Schwammgewebes an; sie waren von wechselnder Größe und übertrafen oft um ein Beträchtliches die der Blattzellen. Hier ist also das bei der Zerlegung des Nitrats freigewordene Kalzium an Kohlensäure gebunden, als Kalziumbikarbonat in die Interzellularräume befördert worden und hat sich, nach Abgabe von Kohlensäure, als Karbonat abgelagert. Wenn unter natürlichen Umständen in den Blättern dieser Crucifere — und ähnlich wird es sich wohl auch bei vielen anderen Pflanzen verhalten — auch bei reicher Aufnahme von Kalziumnitrat durch die Wurzeln kein Karbonat in den Interzellularräumen auftritt, so muß dies auf der, durch Wasserspalten vermittelten Ausscheidung des Kalkes beruhen, ein Verfahren, das bei unseren von der Pflanze abgetrennten Versuchsblättern ausgeschlossen oder doch sehr erschwert war.

Ähnliche Ergebnisse wie mit Arabis albida wurden erzielt mit Aubrietia deltoidea, Dentaria glandulosa und von Pflanzen aus anderen Familien, mit Adoxa moschatellina und Petasites officinalis. Bei der zuletzt genannten Pflanze bekleidete das Karbonat die Interzellularräume des Blattstiels dicht unter dem Spreitenansatz.

Bei Verwendung ganzer Sprosse, wurde zur Verhinderung des bei Besonnung rasch eintretenden Welkens eine Kalziumnitratlösung von $1‰$ unter Quecksilberdruck in die Stengel eingepreßt. Diese waren mit einer bei etwa 45—50° erstarrenden Gelatine die für derartige Versuche sehr geeignet ist, in dem einen Schenkel einer U-förmigen Röhre dicht eingefügt. Um eine ausgiebige Assimilation zu erzielen, waren die Versuchsobjekte einer kohlensäurereichen Atmosphäre ausgesetzt. Bei dieser Versuchsanstellung, in der die Pflanzen mehrere Tage frisch blieben, ergab bei Corydalis solida die nach 4 Tagen vorgenommene Untersuchung von Stengel- und Blattstielquerschnitten die Gegenwart zahlreicher am Rand der Zentralhöhle sitzenden Kristalle von kohlensaurem Kalk, die an den entsprechenden Stellen der in Wasser stehenden Vergleichspflanzen vollständig fehlten. Unter gleichen Umständen bildete Sisymbrium Alliaria große Kristalle, die gruppenweise in den Hohlräumen des schwammigen Stengelgrundgewebes und in den Blattspreiten verteilt waren.

In den bisher besprochenen Fällen trat das Karbonat an ungewohnten Stellen auf, nicht nur bei den Gewächsen, die unter nor-

malen Umständen kein Karbonat als Exkret in ihrem Inneren führen, sondern auch bei solchen, die, wie die Cruciferen, dieses Salz in den Haarwandungen speichern. Bei diesen war nicht zu erkennen, ob in den Haaren eine Vermehrung stattgefunden hatte. Um so deutlicher trat dies bei verschiedenen Boragineen, bei deren Untersuchung ich mich der dankenswerten Unterstützung von Dr. Emmy Stein erfreute, zutage. Ältere Blätter der für diese Versuche besonders geeigneten Omphalodes verna enthalten wechselnde Mengen von Kalziumkarbonat nicht nur in den Borstenhaaren, sondern auch in den dem Haaransatz benachbarten Oberhautzellen. Abgeschnittene junge Triebe, denen nur ein etwa halb ausgewachsenes Blatt, dessen Haare noch ganz kalkfrei waren oder davon höchstens Spuren enthielten, standen mit der Stengelschnittfläche in Kalziumnitrat tauchend, der Besonnung ausgesetzt, in kohlensäurereicher Luft.

Hier konnten, ohne den weiteren Verlauf des Versuchs zu stören, wiederholt kleine Oberhautschnitte auf etwaige Kalkabscheidung untersucht werden. Je nach der Witterung war nach 1—2 Wochen eine mehr oder weniger beträchtliche Karbonatspeicherung eingetreten, die bei den mit destilliertem Wasser versorgten Versuchsobjekten vollständig fehlte. In extremen Fällen war das Lumen der Haare fast völlig mit Karbonat angefüllt und die Speicherung des Exkrets erstreckte sich auf zahlreiche Oberhautzellen in weitem Umkreis des Haargrundes. Das bei Zerlegung des Nitrats freigewordene Kalzium wird also bei diesen Pflanzen nicht an Oxalsäure, sondern an Kohlensäure gebunden und als Karbonat dem Stoffwechsel entzogen. Bei unversehrten Pflanzen, in deren Blättern und Stengeln die Kalkeinlagerung an den betreffenden Stellen mit dem Alter zunimmt, wird es sich ähnlich verhalten. Bei diesen, wie bei vielen anderen Gewächsen, die Oxalat nicht oder doch nur vorübergehend anhäufen, mag das überschüssige Kalzium ganz oder teilweise durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen als gelöstes Bikarbonat ausgeschieden, oder infolge von weiteren Umsetzungen, vielleicht aber auch direkt, an andere Säuren gebunden, nach außen befördert werden. So dürfte es sich auch mit dem Kalzium verhalten, das bei der Verarbeitung anderer Kalziumverbindungen frei wird. Die „Karbonatpflanzen“ bilden in dieser Beziehung ein Seitenstück zu den „Oxalatpflanzen“. Bei Zufuhr verschiedener anorganischer und organischer Kalksalze wurde an den gleichen Stellen wie bei der Nitraternährung Kalziumkarbonat in mehr oder weniger großen Mengen abgeschieden.

Bei der näher untersuchten Omphalodes verna erwiesen sich günstig Lösungen von Zitrat (1 %), Chlorid (1 %), Zuckerkalk; weniger günstig waren das Sulfat (in gesättigter Lösung), das Malat (1 %).

Fig. 16 stellt ein Borstenhaar der Oberseite eines bei Beginn des Versuchs noch karbonatfreien Blattes dar, welches während 7 Tagen zitronensauren Kalk durch den Blattstiel aufnehmen konnte. Die schraffierten Zellen führten reichlich, inzwischen angehäuftes Karbonat, das in der Haarzelle selbst nicht hervortrat.

Die bei manchen Gewächsen nach Aufnahme von Kalksalzen erzwungene Ablagerung von kohlensaurem Kalk, der bald in den Interzellarräumen, bald im Inneren von Zellen abgeschieden wurde, konnte bei anderen Pflanzen, entsprechend der Bildung von Adventivoxalat, auch bei längerer Versuchsdauer mit durchaus gesund bleibenden Objekten nicht erzielt werden. So gelang sie weder bei Gräsern noch bei Schachtelhalmen.

Bei Equisetum palustre und E. limosum trat auch unter den anscheinend günstigsten Bedingungen kein Karbonat im Inneren auf. Hier mag das negative Ergebnis darauf beruhen, daß die mit der Schnittfläche in die Kalziumnitratlösung tauchenden Stengelstücke imstande sind, durch ihre Blattzähne Flüssigkeit auszuscheiden und sich so des Kalziums zu entledigen.

Zusammenfassung. Durch verschiedene Versuchsreihen mit anorganischen und organischen Kalksalzen werden die Angaben Amar's und Benecke's bestätigt und erweitert. Blattstücke von Dianthus, Viscum und anderen Pflanzen, denen die verschiedenen Kalziumverbindungen künstlich zugeführt wurden, zeigten in den meisten Fällen schon nach ziemlich kurzer Zeit einen mehr oder weniger reicheren Gehalt an Kalziumoxalat als die Vergleichsobjekte, die, möglichst ebenso groß und aus entsprechenden Spreitenzellen gewählt wie jene, bloß in Zuckerlösung oder Glyzerin eintauchten.

Da eine stärkere Oxalsäurebildung durch Kaliumnitrat nicht hervorgerufen wird, so erhellt zur Genüge, daß nicht das No_3-Jon., sondern das Ca-jon, das freiwerdende Kalzium-ion also, das stete Fortschreiten der Oxalsäurebildung verursacht. Andere Pflanzen legen den Kalküberschuß als Karbonat im Gewebe fest oder scheiden ihn als saures Karbonat oder in Gestalt anderer löslicher Verbindungen mit dem Exkretionswasser aus. Die verschiedenen Arten der Kalkbeseitigung können auch nebeneinander vorkommen.

Eine Reihe von „Karbonatpflanzen“ (z. B. Cruciferen) wurde mit ähnlichem Erfolg denselben Versuchen unterworfen wie vorher die

Oxalatpflanzen. Das je nach dem zugeführten Kalksalz in mehr oder weniger großer Menge gebildete Adventivkarbonat fand sich bald in den Interzellularen, bald, obwohl seltener, im Zellinneren. Bei Gräsern und Equiseten ließ sich eine Anreicherung an Karbonat nicht erzielen, was bei letzteren vielleicht damit zu erklären ist, daß die in die Nährlösung eintauchenden Stengelstücke den Kalküberschuß durch ihre Blattzähne auszuscheiden vermögen.

IV. Physiologische Bedeutung der Guttation.

In den im vorhergehenden mitgeteilten Versuchen waren den Blättern unter Umgehung der Wurzeltätigkeit Kalksalze einverleibt worden. Hierbei hatten die einen das bei der Salzzerlegung frei gewordene Kalzium als Oxalat in den Zellen angehäuft und so dem Stoffwechsel entzogen, die anderen es als Karbonat bald in den Zellen, bald in den Interzellularräumen untergebracht. Wenn auch bei diesen Versuchen die Zufuhr der Salze von der unter natürlichen Bedingungen erfolgenden Aufnahme durch die Wurzeln abweicht, da deren qualitative wie quantitative Auswahl wegfällt, so wird man doch die Versuchsergebnisse verwerten dürfen und zu der Annahme berechtigt sein, daß auch unter normalen Aufnahmebedingungen die Vorgänge sich im wesentlichen in ähnlicher Weise, wenn auch viel langsamer abspielen werden. Die Beseitigung entbehrlich gewordener Stoffe wird sich nun nicht auf das Kalzium beschränken, sondern auch auf andere im Überschuß aufgenommene Basen, wie auch auf die an sie gebundenen Säuren erstrecken. Dort, wo die Exkrete nach außen befördert werden, geschieht es hauptsächlich durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen, deren Bau und Verhalten schon oft untersucht worden sind.

Über die Bedeutung dieser wässerigen Ausscheidungen sind nacheinander verschiedene Ansichten ausgesprochen worden, ohne daß bisher eine Einigung hat erzielt werden können.

Moll[1]), der bei künstlicher Einpressung von Flüssigkeiten Infiltration der Interzellularräume beobachtet hat, nimmt an, daß die von ihm als „Emissarien“ bezeichneten Austrittsstellen die Funktion haben, die Blätter vor nachteiliger Injektion zu schützen. Haberlandt[2]) sagt,

---

1) J. W. Moll, Untersuchungen über Tropfenausscheidung und Injektion bei Blättern. Verslagen en Mededeelingen d. Kon. Ak. v. Wetensch. te Amsterdam 1880.

2) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 5. Aufl., 1909, pag. 466.

die Füllung der Interzellularräume mit Wasser scheine zwar unschädlich zu sein, doch könne wegen Behinderung des Assimilationsgaswechsels die Ernährungstätigkeit der Blätter herabgesetzt werden.

Nun ist Wasserfüllung von Interzellularräumen allerdings vorwiegend bei Gewächsen ohne Wasserspalten oder Wasserdrüsen beobachtet worden[1]) (Papilionaceen, Chenopodiaceen), ein Umstand, der zunächst für Haberlandt's Ansicht zu sprechen scheint. Doch stellt sich nach Forrest Shreve[2]) in den Regenwäldern Jamaicas, deren Vegetation verhältnismäßig selten mit Wasser ausscheidenden Organen versehen sein soll, bei ausnahmsweise starken Regenfällen gelegentlich vollständige Infiltration des Blattparenchyms ein, und zwar auch bei Blättern, die mit Hydathoden versehen sind. Bei unseren einheimischen Gewächsen wird es, worauf schon hingewiesen worden ist, unter natürlichen Bedingungen kaum jemals zur Infiltration kommen. So fehlte sie selbst des Morgens bei eingetopftem, kräftig gedeihendem Trifolium pratense, T. repens, Tetragonolobus siliquosus, auch wenn sie, unter Glaskasten stehend, abends mit warmem Wasser begossen worden waren.

Es ist das Verdienst Lepeschkin's[1]), gezeigt zu haben, daß Haberlandt's Annahme, der auch andere Forscher, allerdings mehr zurückhaltend, sich zugeneigt haben, sich nicht begründen läßt. Die bei verhinderter Wasserausscheidung und gehemmter Transpiration rasch eintretende Infiltration der Interzellularräume verschwindet in trockener Zimmerluft nach kurzer Zeit, ohne schädliche Folgen zu hinterlassen. Auch künstliche, sich über 1—2 Wochen erstreckende Injektion ruft keinen merklichen Schaden hervor. Die Annahme, daß die Ausscheidung von flüssigem Wasser die Infiltration der Interzellularräume zu verhindern habe, läßt sich also nicht aufrecht erhalten. Eingehende Berücksichtigung verdient dagegen die von verschiedenen Forschern vertretene Auffassung, daß die Ausscheidungsorgane im Dienste der Nährsalzaufnahme stehen. Hierbei sind auseinander zu halten, einerseits die auch über Nacht, bei stark herabgesetzter Transpiration noch immer mögliche Wasserdurchströmung

---

1) Vgl. E. Stahl, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Botanische Zeitung 1897, pag. 89.

2) Forrest Shreve, The direct effect of Rainfall on Tropical Hygrophilous Vegetation. Carnegie Institution of Washington. Annual Report of the Director of the Department of Botanical Research 1914, pag. 83.

3) W. Lepeschkin (I), Die Bedeutung der Wasser absondernden Organe für die Pflanzen. Flora 1902, Bd. XC. Hier auch eine Zusammenstellung und Verarbeitung der älteren Literatur.

der ganzen Pflanzen, andererseits die etwaige Aufnahme von Wasser und darin gelöster Salze durch die Ausscheidungsorgane, die in Folge ihres anatomischen Baues sich ja ebensowohl zur Aufnahme wie zur Hinausschaffung eignen. Die Wasseraufnahme mag bei Wüsten- und Steppenpflanzen, sowie bei anderen Xerophyten von Bedeutung sein[1]). Aber auch bei krautigen Pflanzen mit für Wasser durchlässiger Oberhaut mag diese Art der Nährsalzaufnahme ein Geringes zur Ernährung beisteuern. Der Kot von Vögeln und Insekten, verwesende Pflanzenteile, Staub, Dinge, die niemals an der Oberfläche von Blattspreiten fehlen, geben an das von Regen oder Tau herrührende Benetzungswasser lösliche Bestandteile ab, die von den durchlässigen Stellen, seien dies nun Wasserdrüsen, die Gewebe unter den Wasserspalten oder sonstige Teile der Oberfläche, aufgenommen werden können. Die früher fast allgemein als recht gering eingeschätzte Permeabilität der Blattoberfläche ist, von den meisten Xerophyten abgesehen, ziemlich beträchtlich. Hierauf beruht ja die Bekämpfung mancher Unkräuter, z. B. des Ackersenfs, der Ackerdistel durch Bespritzung mit Eisensulfat, bzw. mit Kainit, und der Vorschlag Hiltner's[2]), Nutzpflanzen auf diesem Wege zu düngen. Lupinen, die auf kalkreichem Boden nicht gedeihen, konnten durch wiederholte Bespritzung mit ½—1%iger Eisenvitriollösung zu vollständig normalem Blühen und Fruchten herangezogen werden. Bei verschiedenen Leguminosen, der Kartoffel, dem Senf, hingegen nicht bei Gräsern, wurde durch Bespritzen mit verschiedenen Nährsalzen eine bis in die Wurzeln zu verfolgende günstige Wirkung erzielt.

Bei chlorotischen Pflanzen läßt sich die Aufnahmefähigkeit der Blattspreiten sehr deutlich vor Augen führen. Sie können, wie schon A. Gris (1843) gezeigt hat, durch Bestreichung der Blätter mit einem Eisensalz geheilt werden. Am besten gelingt dies bei leicht benetzbaren Blättern[3]) und namentlich bei solchen mit Drüsenhaaren oder anderen für Wasser durchlässigen Stellen, deren eigenartiges Verhalten in der noch nicht gedruckten Dissertation „Die Epidermis und epidermale Transpiration“ meines Schülers Dr. Konrad Rudolph † behandelt worden ist.

---

1) Vgl. z. B. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887, pag. 31.

2) L. Hiltner, Über eine neue Verwendungsmöglichkeit für Kalisalze und andere düngende Stoffe. (Mitteilungen d. Deutschen Landw. Gesellsch. 1911.) Referat in Biedermann's Zentralblatt für Agrikulturchemie, Jahrgang 41, 1912.

3) H. Molisch, Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892, pag. 93.

Eigene, seit Jahren durchgeführte Versuche an chlorotischen Gewächsen des botanischen Gartens in Jena zeitigten in der Mehrzahl der Fälle durchschlagenden Erfolg nach Bespritzen der jungen Blätter mit Lösungen verschiedener Eisenverbindungen. Ich teile sie hier mit, da auf diese Weise unter Vermeidung umständlicher Kulturen zur Gewinnung chlorotischer Pflanzen, sehr schönes Demonstrationsmaterial in kurzer Zeit gewonnen werden kann. Auf kalkreichem Boden wird man nur zu oft chlorotische Blätter finden; aber auch auf kalkarmem Substrat sucht man bei großer Trockenheit, an überreich gedüngten Stellen, oder dort, wo die Wurzeln auf verjauchende Bodenflüssigkeit stoßen [1]), niemals vergeblich nach Blättern, die infolge von Eisenmangel erkrankt, also *für die Versuche brauchbar sind.* Bebrausen der gelben Spreiten mit verdünnten Lösungen von Eisensulfat, -zitrat oder -nitrat verursacht schon nach wenigen Tagen gänzliches oder teilweises Ergrünen; besonders schön z. B. bei Hydrangea hortensia, Weigelia, Calycanthus-Arten, Lythrum Salicaria, deren Spreiten nach spärlichem Bebrausen *begrenzte runde dunkelgrüne Flecken auf gelb gebliebenem* Grunde zeigen.

Da die für Eisensalze so leicht nachweisbare Aufnahmefähigkeit der Blätter auch für andere Nährsalze gelten wird, so liegt die Annahme nahe, daß das, was bei epiphytischen Bromeliaceen Regel ist, auch für manche im Boden wurzelnde Pflanzen nicht ausgeschlossen ist: nämlich mittels der Blätter aus Tierkot, Staub usw. stammende Nährsalze aufzunehmen. Nur wird deren Menge verschwindend klein sein gegenüber derjenigen, die durch das Wurzelwerk aufgenommen wird.

Die Wirkung der Durchlässigkeit der Blattepidermis, insbesondere ihrer Anhängsel, der Wasserdrüsen usw. wird, abgesehen von besonderen Fällen, nach dieser Seite nur gering einzuschätzen sein; sie ist nur eine notwendige Folge des Baues und der Eigenschaften der Exkretionsorgane, die bei unterdrückter oder stark herabgesetzter Transpiration Wasser nach außen befördern und so für neue Mengen Platz schaffen. Die dadurch bewirkte Begünstigung der Nährsalzdurchströmung kann nicht bezweifelt werden, so schwer es auch sein mag, sie durch vergleichende Versuche direkt zu erweisen.

Um einen Einblick in die Bedeutung des durch die „Wasser-

---

1) Vgl. E. Molz, Untersuchungen über die Chlorose der Reben. Zentralblatt f. Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten 1907, II. Abt., Bd. XIX. G. Fischer in Jena.

apparate" geförderten Nährflüssigkeitsstromes zu gewinnen, hat Spanjer[1]) festzustellen versucht, was der „Blutungsstrom" im Verhältnis zu dem Transpirationsstrom zu leisten vermag. An einem Sproßsystem von Sanguisorba dodecandra, in welches unter Quecksilberdruck (15 cm) Wasser eingepreßt wurde, fand er, daß die Wasserspaltenapparate nur den 15. Teil von dem leisten, was die Transpiration zu fördern vermag.

Aus derartigen Versuchen mit abgetrennten Sprossen, wo der bei Stauden oft sehr hohe Wurzeldruck durch künstlichen, vielleicht nicht ausreichenden Druck ersetzt wird, läßt sich meines Erachtens die Bedeutung der Ausscheidungsorgane für die Nährstoffzufuhr nicht erschließen, da die Bedingungen von den in der Natur obwaltenden schon in der angedeuteten Beziehung zu sehr verschieden sind. Indirekte Belege für die Bedeutung der Exkretionsorgane für den Nährsalzerwerb ergeben sich aus der Betrachtung des natürlichen Vorkommens der mit Wasserapparaten versehenen Gewächse.

Fast alle raschwüchsigen, krautigen Pflanzen mit völlig selbständiger Nährsalzaufnahme, die an den schattigsten Orten unserer Wälder noch gedeihen und es zum Blühen und Fruchten bringen, sind durch starke Guttation ausgezeichnet: Farne, Equiseten, Gräser, Carices, Impatiens, Oxalis, Cardamine impatiens u. silvatica, Chrysosplenium, Circaea, Ajuga reptans usw. Dasselbe gilt von den autotrophen Holzpflanzen dieser Standorte: Sambucus und Rubusarten, Viburnum opulus, die an den feuchtesten und schattigsten Stellen noch gedeihende Jugendform von Populus tremula, deren Spreiten im Gegensatz zu denen der adulten Pflanzen mit Wasserspalten versehen sind. Die Papilionaceen ohne Exkretionsorgane oder doch nur mit äußerst spärlicher Ausscheidung, die durch die veränderliche Stellung ihrer Spreiten die Transpirationsgröße in feinster Weise zu regulieren vermögen, halten sich fern von den schattigsten Orten, an denen nur einige mit zahlreichen Wasserdrüsen versehene Arten der Gattungen Vicia und Lathyrus noch zu gedeihen vermögen. Was von nicht ausscheidenden Gewächsen hier angetroffen wird, gehört zur biologischen Gruppe der Mykotrophen, deren Nährsalzerwerb wenigstens teilweise durch die symbiotischen Pilze vermittelt wird: Abies, Picea, Taxus, Fagus, Goodyera, Euphorbia amygdaloides.

Eine andere Gruppe von Pflanzen, deren Verhalten gleichfalls für unsere Annahme spricht, ist die der einmal fruchtenden, nach der

1) O. Spanjer, Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Botanische Zeitung 1898, Bd. LVI, pag. 73.

Samenreife absterbenden Kräuter, deren Vegetation im Herbst einsetzt, in milden Wintern andauernd fortschreitet und oft schon im zeitigen Frühjahr, bei trockener Witterung, ihr Ende zu finden pflegt. Gemeint sind hier besonders die Zwergpflanzen, die trockene Raine, Wegeränder, sandige Äcker und Triften, mit Erde bedeckte Felsen und Mauern in der kühlen Jahreszeit beleben: Saxifraga tridactylites, Holosteum umbellatum, Arten der Gattungen Cerastium, Veronica, Erophila und andere mehr. Alle diese Pflänzchen scheiden bei günstiger feuchtwarmer Witterung reichlich aus während der langen Herbst- und auch während der milderen Winternächte. Sind die Blätter beregnet oder mit Tau bedeckt, so sind an Blatträndern und Spitzen Tropfen vorhanden, die nach Entfernung vermittelst Filtrierpapier bald wieder ersetzt werden. Bei dem oft hohen, dem Taupunkt nahen Wassergehalt der Luft und der geringen Bestrahlung durch die niedrig stehende Sonne darf wohl hier der Guttation ein nicht zu unterschätzender Anteil bei der Wasserdurchströmung und mithin der Nährsalzversorgung zugesprochen werden.

Diese Annahme liegt um so näher, als die Guttation bei manchen Pflanzen, unter anderen bei Gräsern, auch bei sehr niederer Temperatur noch vor sich geht.

In einer Schale mit gewöhnlicher Gartenerde stehende Getreidekeimlinge standen mit einem Glaskasten bedeckt im ungeheizten Gewächshause. Die Schale war rings mit Schnee umgeben, der auch die Erde zwischen den Keimlingen bedeckte. Boden- und Lufttemperatur wurden abends und morgens um 8 Uhr abgelesen, die ausgeschiedenen Tropfen jeweils am Abend vermittelst Filtrierpapier beseitigt. Die Guttation setzte sich unter diesen Umständen tagelang fort, bei Weizen, Hafer und Gerste, auch dann noch, als die Bodentemperatur vom Abend zum Morgen von 0,3 auf 0° sank und die entsprechenden Lufttemperaturen sich zwischen 0,4° und —2,2° bewegten. Höhere Ansprüche an Bodenwärme stellt der Roggen, bei dem auch bei 3° noch keine Tropfen an den Blattspitzen ausgeschieden wurden. Bei dem im Winter im Wachstum fortschreitenden Geranium pyrenaicum konnte Ausscheidung festgestellt werden bei einer Bodentemperatur von 0,5—1,1°. Weniger geeignet für derartige Versuche erwiesen sich die anderen oben genannten Dikotylen, da bei ihnen die ausgeschiedene Flüssigkeit sich über die Spreite ausbreitet und sich so der Beobachtung leicht entzieht.

Für gewisse Wurzelparasiten, die ihren Nährsalzbedarf nicht selbständig decken, sondern ihn den Wirtspflanzen entnehmen, ist die Be-

deutung der Flüssigkeitssekretion schon wiederholt behandelt worden (Heinricher, Haberlandt, Goebel[1]). Bei Lathraea squamaria, die nur zum Blühen und Fruchten ans Licht aus dem Substrat hervortritt, kann diese Erwerbsweise fast ausschließlich in Betracht kommen. Dieser chlorophyllfreie Schmarotzer soll unter Umständen soviel Wasser absondern, daß die Gegenwart des im Boden verborgenen Parasiten durch die Durchnässung des Substrats in der Nähe der Wirtspflanze, des Weinstocks, verraten werden kann.

Aber auch bei grünen Rhinanthaceen ist die Ausscheidung sehr beträchtlich. Seeger[2]), der im Anschluß an Heinricher's Arbeiten deren Wasserökonomie eingehender untersuchte, hat eine starke Wasserabgabe gefunden, die derjenigen autotropher Pflanzen, auch soweit sie derselben Familie angehören (z. B. Veronica chamaedrys), um bei weitem mehr als das Dreifache überlegen ist. Wie andere stark transpirierende Pflanzen besitzen die Rhinanthaceen Wasserdrüsen, die fast durchgehend einen großen Teil der Blattunterseite einnehmen. Bei Melampyrum nemorosum, Rhinanthus major, Euphrasia Rostkoviana, die mit ihren Wirten in Töpfen gezogen waren, beobachtete ich, nachdem die Transpiration durch Überdeckung der Pflanzen mit einer Glasglocke herabgesetzt worden war, schon nach kurzer Frist große Mengen ausgeschiedenen Wassers.

Sehr abweichend von den Rhinanthaceen verhalten sich Viscum und Thesium, deren Blätter weder Wasserspalten noch Wasserdrüsen führen, sich also auf diesem Wege von Exkreten nicht befreien können.

Die Wachstumsenergie ist bei beiderlei Gewächsen sehr verschieden: überraschend schnelle Entwicklung bei den einen, träges Wachstum bei den anderen. Bei Viscum entstehen an den Sprossen alljährlich in der Regel bloß zwei Laubblätter, die wintergrün, also einen großen Teil des Jahres ihre Tätigkeit ausüben können. Das blattreiche Thesium montanum grünt vom Frühling bis in den Herbst, die im Vorjahr angelegten Sprosse sind schon beim Austreiben mit den Wurzeln der Wirtspflanze verbunden.

Wie anders das Verhalten der einjährigen Rhinanthaceen der Gattungen Rhinanthus, Melampyrum, Euphrasia, denen bloß die im Samen gespeicherten Reservestoffe zur Verfügung stehen und

---

1) Goebel, Über die biologische Bedeutung der Blatthöhlen bei Tozzia und Lathraea. Flora 1897, pag. 452. Hier auch weitere Literaturangaben.

2) Seeger, R., Versuche über die Assimilation von Euphrasia und über die Transpiration der Rhinantheen. Anz. Kais. Akad. Wien XX, 1910.

die ihre Haustorien an die Wurzeln der Wirtspflanzen erst anlegen müssen, also scheinbar weit ungünstiger gestellt sind. Wenn sie trotzdem, insbesondere Rhinanthus, oft in wenigen Wochen zur Samenreife gelangen, so wird hierbei neben der beträchtlichen Transpirationsgröße die ausgiebige nächtliche Wasserdurchströmung von Bedeutung sein. Sehr einleuchtend ist diese Annahme auch für die im Waldschatten gedeihenden und schon nach kurzer Frist reichlich blühenden Melampyrum-Arten. Den Vorteil der nächtlichen Nährsalzdurchströmung, der bei den eben erwähnten Gewächsen klar hervortritt, werden sich wohl auch andere Pflanzen zunutze gemacht haben.

Die Ausscheidung im Dienste der Exkretbeseitigung.

Über diese Frage lauten die Äußerungen sehr verschieden. Zwar wird zugegeben, daß in Fällen wie bei Tamarix und anderen Halophyten, die Ausscheidung von Meeressalzen, bei Saxifragen, die Beseitigung größerer Mengen kohlensauren Kalkes eine Entlastung der Pflanze herbeiführe an Salzen, die überflüssig seien oder gar schädlich wirken könnten. Wo aber dergleichen Salzanhäufungen sich nicht unmittelbar der Wahrnehmung aufdrängen, neigt wohl die Mehrzahl der Forscher zur Annahme, daß die Exkretion so geringer Salzmengen, wie sie in dem ausgeschiedenen Wasser gefunden werden, entweder bedeutungslos oder doch von nur untergeordneter Bedeutung sein kann. Dies ist um so eher begreiflich, als bisher die Frage noch kaum von vergleichend biologischen Gesichtspunkten aus behandelt worden ist, vor allem aber noch keine experimentellen Beweise für die Notwendigkeit der Exkretion vorliegen.

Von Forschern, die sich — allerdings nur vermutungsweise — über die Wichtigkeit der Exkretion ausgesprochen haben, ist vor allen Schmidt[1]) zu nennen. Er nimmt an, daß das ausgeschiedene Produkt nur ein Auswurfsstoff sein könne; der ganze Prozeß weise eine große Analogie mit dem Verhalten des tierischen Organismus auf. Wie hier, würden auch dort alle brauchbaren Stoffe aufgesaugt und die Reste durch Öffnungen an der Blattspitze ausgestoßen.

Einen ähnlichen Gedanken vertritt Gardiner[2]), welcher die ausscheidenden Organe geradezu mit den Nieren vergleicht.

---

1) Schmidt, Beobachtungen über die Ausscheidungen usw. Linnaea 1831.

2) W. Gardiner, On the physiological Significance of Water Glands and Nectaries. Proceedings of the Cambridge Philos. Soc. 1884, Vol. V.

Von neueren Äußerungen über die Wichtigkeit der Exkretion sind besonders diejenigen Mazés[1]) zu nennen. „Une autre cause de variation de la teneur des végétaux en cendres réside dans l'élimination des substances minérales par les pleurs des feuilles.“ „L'exosmose, par les racines, des éléments non utilisés, l'exhalation, par les feuilles, d'eau chargée de sels, apparaissent comme des moyens de défense de la plante contre l'accumulation des substances non assimilables.“

In seiner zusammenfassenden Behandlung der „Wasserversorgung der Pflanzen“ (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. X, pag. 546) spricht sich Renner über die Bedeutung der Exkretion folgendermaßen aus: „In den extrafloralen Nektarien ist das Wasser augenscheinlich nur Träger des Zuckers, der Tieren gegenüber eine wichtige Rolle spielt .... Durch die Salzdrüsen entledigen sich die damit ausgestatteten Pflanzen überschüssiger, vielleicht schädlicher Salzmengen, die sie aus der Wurzel nicht haben fern halten können.

Bei den untergetauchten Wasserpflanzen, die nicht transpirieren können, ersetzt die Guttation die Transpiration wohl in dem Sinn, daß sie einem Strom von nährstoffbeladenem Wasser von den Wurzeln her durch den Pflanzenkörper führt.

Verhältnismäßig unwichtig, wenn auch jedenfalls nicht belanglos, ist wahrscheinlich die gewöhnliche Guttation fast reinen Wassers aus den Blättern der Landpflanzen. Die Menge des Wassers, das auf diese Weise unter Zurücklassung der Aschenstoffe die Pflanze verläßt, ist gering . . . .“ In betreff der angeblichen Infiltrationsverhinderung schließt Renner sich Lepeschkin an.

Weit ablehnender über die Bedeutung der Exkretion bei Pflanzen spricht sich Grafe[2]) aus bei seiner vergleichenden Betrachtung des Verhaltens von Pflanzen und Tieren. „Ein weiterer biochemischer Unterschied besteht im Unschädlichmachen der Abfallstoffe des Stoffwechsels. Jeder zusammengesetzte körperfremde Stoff, welcher zwischen den Zellen kreist, bedeutet für sie ein Gift, auf das sie mit Schädigung reagieren. Jeder Organismus hat also das Bestreben, solche Stoffe, wie sie in seinem Stoffwechsel abfallen, unschädlich zu machen. Der tierische Organismus entfernt sie auf dem Ausscheidungswege als Exkrete, darauf ist aber die Pflanze nicht eingerichtet, Exkrete kennt sie

---

1) Mazé, M., Sur l'excrétion des substances minérales et organiques par les racines et les stomates aquifères. Comptes rendus 1911, T. 152, pag. 455 u. 783.

2) Grafe, V., Einführung in die Biochemie, 1913, pag. 8.

nicht, es müssen also diese Stoffe so in ihrem Körper deponiert werden, daß sie nicht mehr in den Stoffwechsel einbezogen werden."

Dieser extreme Standpunkt ist, wie wir später sehen werden, nicht aufrecht zu halten, sowohl in betreff der Innenexkrete, die z. B. in Milchröhren, Saftschläuchen usw. abgelagert und nach Bedarf wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden, als der Exkretion nach außen durch verschiedenerlei Absalzungsorgane. Erzwungene Zurückhaltung von mineralischen Auswurfstoffen beeinträchtigt manche Pflanzen, kann sogar ihren Tod herbeiführen.

Über die Bedeutung der Ausscheidung für die Beseitigung der Exkrete gehen also, wenn man von gewissen Halophyten absieht, die Ansichten noch sehr auseinander, was sich daraus erklärt, daß Beweise für die Notwendigkeit der Ausscheidung zur Zeit noch für keine Pflanze vorliegen. Zur Lösung dieser Frage wird es erforderlich sein, bei Pflanzen, die gewohnheitsmäßig ausscheiden, die Exkretion zu verhindern, um festzustellen, welche Folgen an die künstliche Zurückhaltung der wasserlöslichen Exkrete geknüpft sind. Bleiben die Pflanzen trotzdem gesund oder stellen sich krankhafte Veränderungen ein?

Folgen unterdrückter Ausscheidung.

Zur Feststellung der etwaigen Nachteile, welche durch erzwungene Zurückhaltung der Exkrete verursacht werden, können selbstverständlich nur solche Versuche dienen, bei denen die Exkretionsorgane selbst unbeschädigt bleiben. Aus diesem Grunde wurde von einer Behandlung mit Sublimat oder anderen Giften (die eine dauernde Schädigung zur Folge haben) abgesehen. Die Verhinderung der Tätigkeit der Wasserspalten, wie sie Lepeschkin (I, pag. 47) ausgeführt hat, um die Harmlosigkeit der Injektion der Interzellularräume darzutun, kann ebenfalls für die Entscheidung unserer Frage nicht in Betracht kommen. Nachdem er vergeblich versucht hatte, die Ausscheidung durch Verklebung der Spalten mit verschiedenen Stoffen zu verhindern, schnitt er die sezernierenden Organe oder auch die ganzen Blattränder weg. Da bei derart verletzten Blättern, in feuchtem Raum, Tropfen an den Gefäßbündeln austraten, wurden sie einer längeren Kultur unterworfen, die manchmal 8—10 Tage fortgesetzt werden mußte, bis die Wunden durch Periderm und die Gefäßbündel mit Wundgummi verstopft waren. Aus diesen und anderen Versuchen zieht Lepeschkin nicht nur, worauf schon (pag. 24) hingewiesen, den berechtigten Schluß, daß Injektion der Interzellularräume keine bemerkbare Schädigung der Pflanze zur Folge hat, sondern er hält sich für berechtigt, die Wasserspalten

als Organe zu betrachten, „deren Vorhandensein zur Zeit weniger durch ihre Notwendigkeit selbst, als durch die Erblichkeit bedingt wird", eine Verlegenheitsäußerung, auf die der Verfasser selbst kein größeres Gewicht gelegt haben mag.

Um festzustellen, ob die Ausscheidung fördernd wirkt auf den Nährsalzerwerb und die Beseitigung von Exkreten, die dadurch, daß sie im Körper zurückgehalten werden, möglicherweise schädlich werden könnten, müssen wir uns einer anderen Versuchsanstellung bedienen. Das Lepeschkin'sche Verfahren ist sowohl wegen seines tiefen operativen Eingriffs, als auch besonders wegen der damit verbundenen, längere Zeit währenden Funktionsstörung der Ausscheidungsorgane für unsere Untersuchung nicht geeignet.

Es kommt hinzu, daß es sich gar nicht anwenden läßt bei ganz jungen, eben aus der Knospenlage hervortretenden Blättern, die ja, wie bekannt, sich durch besonders ergiebige Flüssigkeitsabgabe auszeichnen.

Diese Nachteile ließen sich dadurch umgehen, daß die Versuchspflanzen in einem lufttrockenen, gasfreien Eckzimmer untergebracht wurden, dessen Fenster nach Süden und Westen gerichtet, nicht nur den ganzen Vormittag — im Sommer etwa von 9 Uhr an — sondern auch noch abends stark belichtet waren. Die Pflanzen standen am Fensterbrett oder in dessen unmittelbarer Nähe an der Südseite des Zimmers und erfreuten sich eines hinreichenden Lichtgenusses. Auch im Spätherbst und vom Februar an konnten die Versuche ausgeführt werden, da das Zimmer zwar nicht selbst, wohl aber die im unteren Stockwerke liegenden Räume stark geheizt waren. Verwendung fanden Keimlinge oder bereits weiter fortgeschrittene Exemplare von einjährigen wie auch ausdauernden Pflanzen, die in mit kräftiger Gartenerde gefüllten Töpfen wurzelten. In der Mehrzahl der Fälle wurden vergleichende Kulturversuche gemacht, mit möglichst gleich starken Pflanzen. Tagüber blieben alle der trockenen Zimmerluft ausgesetzt, in der auch über Nacht diejenigen gehalten wurden, deren Ausscheidung verhindert werden sollte. Für hinreichende Befeuchtung wurde stets gesorgt, um etwaige Schädigungen durch Wassermangel zu verhindern. Wenn es notwendig schien, bei Regenwetter, wurde die Erde der Töpfe nur morgens befeuchtet. Die Vergleichspflanzen, welche ausscheiden sollten, verweilten vom Abend bis zum Morgen in der feuchten Atmosphäre eines über die Töpfe gestülpten Glaskastens. Unter diesen Umständen trat fast jede Nacht, besonders stark nach sonnigen Tagen, reichlich wässeriges Exkret aus den Austrittsstellen hervor. Bei trüber, kühler Witterung begünstigte ich die Ausscheidung durch Begießen mit lauem

Wasser oder durch Unterbringung eines Gefäßes mit warmem Wasser in der Nähe der Töpfe.

Die Bedingungen, denen die beiderlei Versuchspflanzen ausgesetzt waren, sind also nicht nur bezüglich der zu entscheidenden Frage — Förderung oder Hinderung der Exkretion — ungleich gewesen; denn es befanden sich die unter Glasbedeckung übernachtenden Exemplare in feuchterer und wärmerer Umgebung. Umstände, die das Wachstum und auch andere Vorgänge fördern mußten. Auf die hierdurch hervorgerufenen Unterschiede, Blattgröße, Höhe der Pflanzen, wurde denn auch bei der Beurteilung der Unterschiede kein Gewicht gelegt. Für unsere Fragestellung ist bloß das verschiedene Verhalten der einander entsprechenden, ungefähr gleichalterigen Blätter der beiderlei Versuchspflanzen, das Auftreten von Beschädigungen und die Lebensdauer der Spreiten von Wert.

Bei Gewächsen ohne Exkretionsorgane (Pisum sativum, Linum usitatissimum) wurden, abgesehen vom stärkerem Wachstum der Nachts im feuchten Raum gehaltenen Pflanzen, keine Unterschiede im Verhalten der Spreiten beobachtet. Das gleiche gilt für Arten, die keine Wasserspalten, dafür aber hauptsächlich auf den Blattnerven Wasserdrüsen führen. Es wäre aber unberechtigt hieraus auf die Bedeutungslosigkeit dieser Exkretionsorgane zu schließen, da bei diesen Gewächsen die Exkretion unter den angewendeten Versuchsbedingungen nicht ganz zu verhindern war. Nach einigen Tagen waren nämlich an den Spreiten, besonders an den kleinen und größeren von den Wasserdrüsen bevorzugten Rippen, kleine Krümelchen ausgeschiedener Salze zu bemerken. So bei jungen Pflanzen von Althaea rosea und Anoda triloba. Eine ältere Sparmannia africana, die ohne Gefahr des Vertrocknens sehr spärlich begossen werden konnte, stellte trotzdem in der trockenen Zimmerluft die Exkretion nicht ein. Die wochenlang gesund gebliebenen Blätter zeigten besonders am Rand und längs der Rippen einen reichen Besatz des körnigen Rückstandes der ausgeschiedenen Flüssigkeit. Ähnlich verhielt es sich bei Phaseolus multiflorus, Vicia faba, Lathyrus odoratus. Von einigen jungen Pflanzen der letzteren Art wurden die Triebspitzen etwa 1 Minute in sorgfältig gereinigte, mit doppelt destilliertem Wasser gefüllte Glasröhrchen getaucht, und darauf die Flüssigkeit eingedampft. In dem Rückstand waren K, Ca, Sulfate, Chloride, und Nitrate vorhanden.

Bei Helianthus annuus zeigten sich nach 10wöchentlicher Kultur keine Unterschiede in der Lebensdauer der Blätter zwischen den beiderlei Versuchsobjekten. Auch bei verschiedenen Farnen, die

keine Wasserspalten, dafür verschieden gebaute Wasserdrüsen besitzen (Scolopendrium officinarum, Pteris serrulata, Cystopteris fragilis und C. bulbifera) war, abgesehen von dem stärkeren Wuchs der über Nacht in feuchterer Atmosphäre verweilenden Pflanzen, kein deutlicher Unterschied zu bemerken. In allen diesen Fällen konnten bei genauerer Untersuchung die bereits erwähnten körnigen Exkrete wahrgenommen werden. Die unter hohem Druck stattfindende Drüsentätigkeit läßt sich also hier nicht vollständig unterdrücken.

Zu wesentlich verschiedenen Ergebnissen führten dagegen die Versuche mit Gewächsen, die unter normalen Umständen in feuchter Nachtluft größere Flüssigkeitsmengen durch rand- oder endständige Wasserspalten nach außen befördern.

Impatiens noli tangere.

Bei dieser, nur an sehr feuchten Standorten gedeihenden Pflanze, deren Wasserspalten führende Blatträndер sich schon nach kurzem Aufenthalt in feuchter Atmosphäre mit einem Kranz von Tropfen bedecken, die von der bereiften, unbenetzbaren Spreite rasch abfallen, tritt schon nach kurzdauernder Exkretionsverhinderung deren Folge deutlich zutage. In der trockenen Zimmerluft war bei dieser zartlaubigen Pflanze die Transpiration auch während der Nacht groß genug, um die hier so leicht erkennbare Guttation zu verhindern. Taf. IV zeigt die Folgen andauernder Guttationsverhinderung; alle Blätter, mit Ausnahme der allerjüngsten, zeigen abgestorbene Enden, einige ältere auch tote Blattrandstellen. Der Beginn der Schädigung tritt in der Regel schon nach wenigen Tagen ein. So zeigte ein Exemplar mit lauter gesunden Blättern, das vom Nachmittag des 13. Juli an nicht mehr ausscheiden konnte, obwohl die Witterung kühl und feucht war, schon nach 3 Tagen an allen ausgewachsenen Blättern gebräunte Spitzen. Später bräunten sich auch die Blatträndер, in der Regel ohne vorherige Vergilbung. Bei Vergleichspflanzen. die über Nacht im feuchten Raum standen, blieben dagegen die Blätter gesund bis zur Zeit des Abfalls, der erst nach Vergilbung der Spreite eintrat.

Wird Stöcken mit gebräunten Spreiten die Exkretion wieder ermöglicht, so bleiben die neugebildeten Blätter gesund. Abermalige Hinderung der Guttation hat stets Bräunung und immer weiter vorwärts schreitendes Absterben zur Folge.

Die bei Impatiens noli tangere stets mit dem gleichen Erfolg durchgeführten Versuche, zeitigten bei Impatiens parviflora, die gleichfalls durch Wasserspalten auszuscheiden vermag, ein ganz

anderes Ergebnis. Die Pflanzen blieben auch nach wochenlangem Aufenthalt in der trockenen Zimmerluft gesund; Blattspitze und Blattränder zeigten nicht die bei I. noli tangere so auffällige und rasch sich einstellende Veränderung. Begründet ist dieser Unterschied darin, daß I. parviflora, außer Wasserspalten extraflorale Nektarien besitzt, die I. noli tangere fehlen, Organe, die auch in trockener Luft die Exkretbeseitigung besorgen können.

Fragaria vesca.

Das Verhalten der Erdbeerpflanze beweist vielleicht noch deutlicher als dasjenige des Springkrauts, daß die Ausscheidung für das Gesundbleiben nicht nur der Blätter, sondern des ganzen Stockes notwendig ist. Die nachteiligen Folgen der Verhinderung treten zwar viel später als dort auf, sind aber dafür um so ausgedehnter, da sie bei längerer Versuchsdauer zum Tod der ganzen Pflanze führen.

Bei einem ersten Versuch wurden von jungen Rosetten einer rotfrüchtigen Monatserdbeere, die in Töpfen mit kräftiger Gartenerde wurzelten, vier möglichst gleichstarke ausgesucht. An jedem Stock waren bei Beginn des Versuchs, am 5. Juli 1915, nach Entfernung der älteren Blätter, drei junge gesunde kräftige Blätter vorhanden. Zwei der Versuchspflanzen, die vom Abend bis zum Morgen in der feuchten Atmosphäre eines Glaskastens standen und deren Blattzähne sich regelmäßig mit Wassertropfen bedeckten, wuchsen langsam weiter. Am 22. Juli besaßen die Stöcke je vier Blätter, am 5. August hatte der eine deren sechs, der andere sieben mit völlig gesunden Spreiten. Die Pflanzen blieben auch weiter durchaus gesund und wuchsen normal weiter.

Ganz anders das Verhalten der Stöcke, die über Nacht durch den Aufenthalt in der Zimmerluft an der Exkretion verhindert waren. Am 22. Juli hatte sich noch kein neues Blatt gebildet. Erst anfangs August entfalteten sich neue Spreiten, unter gleichzeitigem Absterben der älteren, so daß deren Zahl nicht zu, sondern abnahm. Am 10. August hatten beide Exemplare nur zwei völlig entfaltete, ausgebildete, schwächliche Blätter und je ein in Entfaltung begriffenes. Bei den älteren eingehenden Blättern begann das Absterben am Stiel, der von unten nach oben mißfarbig wurde; die Blättchen vertrockneten ohne ihre grüne Farbe zu verlieren.

Eine zweite Versuchsreihe wurde am 6. August 1915 eingeleitet mit vier Stöcken gleichen Ursprungs, die bisher im Freien gestanden hatten. Zwei davon, die allnächtlich ausschieden, wuchsen gleichmäßig weiter. Obwohl bei Beginn des Versuchs schwächer als die Vergleichs-

pflanzen, hatten sie bei dessen Abbruch am 20. August diese beträchtlich überholt. Bei den nicht ausscheidenden Exemplaren stellten sich bald nachteilige Folgen ein.

Bei Pflanze A waren die drei anfangs vorhandenen gesunden, damals noch jungen Blätter schon am 12. August, also nach 6 Tagen im Absterben begriffen; am folgenden Vormittag zeigte das einzige, bisher noch grüne Blatt fleckige Spreiten und einen unten gebräunten Stiel. Bereits am Nachmittag war es umgefallen, die Spreite vertrocknet. Das Leben des Stockes war jedoch noch nicht erloschen, denn am 16. August zeigte sich ein neues Blatt, allerdings ohne sich entfalten zu können, da der Tod der ganzen Pflanze schon nach wenigen Tagen eintrat.

Pflanze B, die beim Versuchsanfang, am 6. August fünf gesunde Blätter besaß, hatte deren am 10. August nur noch zwei, am 13. August nur noch eines der ursprünglichen und ein neu hinzugekommenes, das sich noch zu entfalten vermochte. Am 19. August war das ältere Blatt tot, das jüngste folgte ihm am 20. August nach und fast gleichzeitig trat das Absterben der ganzen Pflanze ein, und zwar schon nach 14tägiger Versuchsdauer.

Die erzwungene Exkretzurückhaltung wirkt also viel verderblicher auf die Erdbeerpflanze als auf das Springkraut, was sich vielleicht daraus erklärt, daß letzteres größere Mengen von Exkreten in die saftreichen Stengelteile aufzunehmen vermag. Bei dem Springkraut sah ich stets nur die Blätter von den Spitzen und Rändern aus sich bräunen und langsam bis zum Grunde absterben. Die hier langsam eintretende Schädigung schritt bei der Erdbeere rasch vorwärts, und zwar so, daß in der Regel erst der Blattstiel ergriffen wurde und unter Bräunung abstarb, was dann den Tod der Spreite zur Folge hatte, die, ohne ihre grüne Farbe zu verlieren, rasch vertrocknete.

Bei Moehringia trinervia äußerte sieh die Exkretzurückhaltung in rascherem Vergilben und Absterben der Blätter, bei Keimlingen von Clarkia elegans im Vergilben der Kotyledonen.

Keimlinge der einjährigen Urtica pilulifera, die auch in trockener Luft oberseits an den Kotyledonen kleine Salzkrusten führten, bei denen also die Exkretion nicht ganz zu verhindern war, zeigten trotzdem, im Vergleich zu den ausscheidenden Pflanzen, nur ein äußerst kümmerliches Wachstum. Die Kotyledonen wie auch die folgenden Blätter starben frühzeitig ab, nachdem schon bald an der Spreitenbasis eine Abwärtskrümmung eingetreten war.

Bei Sambucus nigra äußerte sich die Unterbindung der Exkretion darin, daß die Oberseiten der Fiedern konkav wurden, verfrüht verblichen und schließlich die ganzen Blätter abstarben.

Bei Monokotylen (Carex acuta und Getreidearten) verursachte die Exkretzurückhaltung vorzeitiges Absterben der Blattspitzen. Roggen-, Weizen- und Haferkeimlinge ließen bei im Spätherbst vorgenommener Zimmerkultur die Enden der ersten und auch der folgenden Laubblätter rascher vergilben und absterben als die während der Nacht ausscheidenden Vergleichsexemplare. Ähnlich wie die genannten Monokotylen verhält sich die unter natürlichen Bedingungen kräftig ausscheidende Pilularia globulifera, deren Blätter bei verhinderter Exkretion von der Spitze ab sich verfärben und absterben.

Equisetum.

Es lag nahe anzunehmen, daß die bei den Schachtelhalmen so mächtige, in der Regel schon nach kurzer Hemmung der Transpiration sich einstellende Exkretion nicht ohne Schaden unterdrückt werden könne. Mit kräftigen Pflanzen ausgeführte Versuche bestätigten diese Annahme. Beiderlei Versuchsobjekte standen an einem Südfenster, die einen außen, die anderen innen von der Fensterscheibe. Die draußen angebrachten trugen fast jeden Morgen an den Blattquirlen ausgeschiedene Flüssigkeitstropfen; die innen stehenden brachten es nur selten, so in feuchten Nächten, besonders an den jungen, eben aus der Erde herausgetretenen Trieben, zu spärlicher Guttation. Mai und Juni 1915 mit ihrer heißen, anhaltend trockenen Witterung boten für diese Versuche ganz besonders geeignete Bedingungen.

Während ein im Freien übernachtendes Equisetum palustre üppig gedieh und immer neue, durchaus gesund bleibende Sprosse aus der Erde hervorschickte, zeigte das von Ende Mai an in der trockenen Zimmerluft stehende Exemplar, trotz ausreichendem Begießen, schon nach wenigen Tagen vergilbte Triebspitzen. Am 11. Juni waren die Enden einiger Stengel bereits trocken und die basipetal fortschreitende Erkrankung hatte Ende des Monats den Grund einzelner Stengel erreicht. An den einzelnen Internodien begann die Verfärbung stets an dem oberen Ende und schritt allmählich bis zum Grunde fort. Vor dem Absterben waren die Stengelhöhlungen häufig mit Flüssigkeit erfüllt. Der Grund des Absterbens war also nicht Wassermangel, sondern die Exkretionsverhinderung. Ähnliche Ergebnisse wurden mit Equisetum arvense erzielt. Bei beiden Arten wuchsen, bei langsamerem Fortschreiten des Absterbens, nicht selten an noch lebens-

kräftigem Stengel, unterhalb des toten Endstücks ein oder zwei Seitensprosse aus, die aber auch bald ihr Wachstum einstellten, sich basipetal verfärbten und dem Tode anheimfielen.

Von Equisetum hiemale wurde Ende Juni 1914 einer Pflanze mit schon ausgebildeten diesjährigen Sprossen die Ausscheidung in der gewohnten Weise unterbunden. Die Triebe begannen einer nach dem anderen von der Spitze aus abzusterben; nur beanspruchte dies bei dieser wintergrünen, langsamer wachsenden Art viel längere Zeit als bei den sommergrünen, viel raschwüchsigeren Arten und erstreckte sich nur auf einige Stengelglieder. Im Laufe des Sommers wuchs z. B. an einigen Stengeln unterhalb des toten Endstücks ein gesund überwinternder Seitensproß hervor, der im Mai des folgenden Jahres gleichfalls vom Ende aus abzusterben begann und durch einen neuen Sproß aus demselben Quirl ersetzt wurde.

Viel rascher als an älteren bereits ausgewachsenen Stengeln tritt die Schädigung an jungen, eben aus der Erde hervorgetretenen Sprossen ein. Diese gehen lange vor Abschluß des Längenwachstums, mitunter kurz nach Durchbrechung der Erdoberfläche zugrunde. Sie werden mißfarbig, das Innere verjaucht, die nur noch lose miteinander verbundenen Stengelglieder lassen sich fast ohne Anwendung von Zug voneinander lösen.

Diese so bedenklich erkrankte Pflanze wurde am 16. Mai 1916 vor das Fenster gestellt, wo sie im Laufe des Sommers neue, gesund bleibende Sprosse hervorbrachte.

Am 17. Mai 1915 wurde ein anderer, bisher im Freien gehaltener, ganz gesunder Stock der trockenen Zimmerluft ausgesetzt. Auch hier setzte mit der unterdrückten Exkretion das Absterben der obersten Glieder ein. An den schon langen diesjährigen Stengeln beschränkte es sich zunächst auf die oberen Glieder und schritt nur sehr langsam weiter abwärts. Der Tod der ganzen Sprosse stellte sich auch bei dieser Pflanze um so rascher ein, je jünger sie waren. Schon Anfang Juli, zu einer Zeit, wo an den im Freien stehenden Pflanzen immer noch neue junge Sprosse aus der Erde hervorbrachen, hatte dies bei der im Zimmer stehenden ganz aufgehört. Der frostfrei überwinterte Stock hatte im Frühjahr 1916 neue Sprosse getrieben; am 19. Mai waren deren acht vorhanden, deren längster 25 cm maß. Zwei der längeren waren schon wieder, trotz ziemlich reicher Wasserversorgung, im Absterben. Infolge des nunmehr spärlicheren Begießens griff die Beschädigung rascher um sich, so daß Ende Juli alle diesjährigen, etwas älteren, wie auch die Seitensprosse, mehr oder weniger weit von

der Spitze abwärts tot waren. Aus der am 16. April 1916 aufgenommenen Photographie (Taf. IV) ist das sonderbare Aussehen der kranken Sprosse zu ersehen. Alle sind bogenförmig in annähernd vertikaler Richtung abwärts gekrümmt. Die Krümmungen hatten schon im Juli 1915 eingesetzt und zwar jedesmal oberhalb des Internodiumgrundes, wo das Längenwachstum bekanntlich zuletzt erlischt.

Nicht bei allen zu den Versuchen herangezogenen Pflanzen trat der Einfluß der Exkretionshemmung auf Funktionsfähigkeit und Lebensdauer der Organe gleich stark hervor. Cruciferen (Sinapis alba, Lepidium sativum, Raphanus sativus) zeigten zwar erhebliche Unterschiede in Größe und Dicke der Blätter, sowie in der Behaarung, aber kaum in der Lebensdauer der Blattspreiten. Nur bei Lepidium vergilbten in der Regel die Keimblätter früher bei verhinderter Ausscheidung. Das Verhalten der Cruciferen ist vielleicht bedingt durch den Saftreichtum ihrer Blätter, der sie befähigen mag, stärkere Salzanhäufungen ohne Schaden zu ertragen; sind ja doch die Cruciferen an nährsalzreiche Böden gebunden. Immerhin halte ich es für wahrscheinlich, daß auch bei ihnen Exkretzurückhaltung schädliche Folgen mit sich gebracht hätte, falls die Versuchspflanzen nicht im Zimmer, sondern im Freien gestanden hätten und bei ungehinderter Bestrahlung und von stärker bewegter Luft umgeben, zu gesteigerter Transpiration und Salzaufnahme veranlaßt worden wären.

Die mitgeteilten Versuche zeigen, daß bei einer Reihe Wasserspalten führender Gewächse die Gesundheit der Blätter, bei Equisetum die der Stengel, an die regelmäßige Verrichtung jener Organe geknüpft ist. Unterbindung ihrer Tätigkeit hat schädliche Folgen, die sich bei manchen Arten bloß auf teilweises Absterben der Spreiten in der Nähe der Wasserspalten beschränken, in anderen Fällen den Tod von Sprossen (Equisetum), ja der ganzen Pflanzen (Erdbeere) verursachen. Ob der Tod eine Folge osmotischer Vorgänge ist, oder ob direkte Vergiftung des Plasmas, etwa durch Kalium, vorliegt, muß ich dahingestellt sein lassen. Die Verjauchung der Equisetumsprosse scheint für letztere Alternative zu sprechen. Verursacht sind die Erscheinungen durch die Anhäufung von Stoffen, die unter natürlichen Umständen aus dem Körper beseitigt werden [1]).

---

1) Vgl. N. T. Déléano, Étude sur le rôle et la fonction des sels minéraux dans la vie des plantes. (Instit. bot. de l'Univ. de Genève 1907.)

Auch dort, wo bloß Blattspitzen und Ränder vertrocknen oder selbst äußerlich keine Beeinträchtigung auffällt, ist es denkbar, daß die Leistungsfähigkeit der Blätter durch Exkretanhäufung benachteiligt wird.

Bei unserer Versuchsanstellung kann dieser Punkt nicht entschieden werden, da die über Nacht unter Glasbedeckung gehaltenen Pflanzen hierdurch den anderen gegenüber im Vorteil waren.

Es braucht kaum noch besonders hervorgehoben zu werden, daß es bei der Ausscheidung des nur geringe Salzmengen enthaltenden Wassers nicht auf die Beseitigung des Wassers als solches ankommen kann. Von den beiderlei Verfahren ausgesetzten Pflanzen sind ja nur die benachteiligt, die das Wasser bloß in Dampfform abgeben können. Bei ihnen unterbleibt die Guttation, weil sie es auf genanntem Wege los werden können, die darin gelösten Stoffe aber zurückbehalten müssen. Der Sinn der Exkretion liegt also nicht in der Entfernung des Wassers, sondern der in ihm gelösten Stoffe[1]).

Die Notwendigkeit der Ausscheidung ist für eine Anzahl Pflanzen durch Versuche erbracht, die zugleich lehren, daß die Exkretbeseitigung durch die Wurzeln, welche nach manchen Forschern (vgl. weiter oben pag. 17 u. 31) sehr beträchtlich sein soll, nicht hinreicht, um unsere Versuchspflanzen vor mehr oder weniger weit gehender Beschädigung zu schützen.

Perldrüsen.

Als Folge der erzwungenen Zurückhaltung von Stoffen, die unter günstigen Bedingungen zur Ausscheidung gelangt wären, wurde bei den geschilderten Versuchen fast nur das vorzeitige Absterben gewisser Teile beobachtet. Abnorme Gewebewucherung in dem Bereich der in ihrer Tätigkeit behinderten Exkretionsorgane sah ich mit Ausnahme zweifelhafter Fälle bei Cruciferen nicht eintreten. Auf Grund allerdings nur fragmentarischer Untersuchungen an verschiedenen Ampelideen halte ich es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß die Perldrüsen ihre Entstehung erschwerter Ausscheidung verdanken.

---

1) Um das Gedeihen von Zierpflanzen in der Luft unserer Wohnräume, die besonders in geheizten Zimmern, also im Winter, sehr trocken ist, zu fördern, empfiehlt man, die Blätter mit Wasser zu bebrausen. Gewöhnlich geschieht dies bei Tag, also zur Zeit stärkster Transpiration unter der Annahme, dadurch den Wasserverlust zu vermindern und mithin die Assimilation des Kohlenstoffs zu begünstigen. Auf Grund der hier mitgeteilten Erfahrungen wäre meines Erachtens zu prüfen, ob es nicht, wenigstens bei exkretionsbedürftigen Pflanzen, sich besonders lohnen würde, die Blätter bei Nacht zu befeuchten, also zu den Zeiten geringerer Transpiration, wo die Exkretion am ehesten zu erwarten ist.

Küster[1]) zählt die Perldrüsen der Ampelideen zu den Intumeszenzen, von denen sie sich aber dadurch unterscheiden, daß sie sich leicht von ihrem Mutterboden ablösen. Ihre Entstehung ist bekanntlich an Spaltöffnungen gebunden: die Parenchymzellen wachsen in die Atemhöhle hinein, heben die Epidermis in die Höhe und bilden mit dieser glashelle Kügelchen, an deren Scheitel die weit geöffneten Schließzellen zu finden sind. Sie können sich sehr rasch entwickeln. Küster ist im Zweifel, ob sie sich als „normale“ Gebilde betrachten lassen oder ob sie den abnormen zuzurechnen sind. Lichtmangel und feuchte Luft scheinen ihre Entstehung zu fördern. Für wenig befriedigend hält er die ökologischen Deutungen von Müller-Thurgau, der in ihnen Schutzorgane gegen kleine Tiere erblickt und von O. Penzig, der sie für Futterkörper kleiner Tiere ansieht. Ich selbst halte mit Küster die oft in großen Mengen an Blättern, Zweigen und Ranken vorhandenen Gebilde für krankhafte Erzeugnisse, höchst wahrscheinlich veranlaßt durch erzwungene Zurückhaltung von Exkreten.

Betrachten wir zunächst eine zur Perldrüsenbildung neigende Pflanze, z. B. eine ältere an einem Gebäude sich emporrankende Ampelopsis radicantissima. Hier sind es nicht die dem Regen und Tau ausgesetzten Sprosse, die Perldrüsen tragen, sondern die gegen Benetzung geschützten Teile im Inneren des Laubwerks, besonders an den einspringenden, Wind und Regen wenig zugänglichen Wänden des Gebäudes. Hier finden sie schwache Belichtung, wenig bewegte und, was mir wesentlich scheint, auch über Nacht trockene Luft, so daß die Wasserspalten in ihrer nächtlichen Tätigkeit beeinträchtigt werden. Je tiefer die Blätter im Buschwerk verborgen sind, um so reicher ist der Besatz mit Perldrüsen. Geradezu übersät mit den glänzenden Kügelchen fand ich Triebe, die in einen nach Süden gelegenen hellen Gang zwischen zwei Abteilungen eines Gewächshauses hinein gewachsen waren und 3—4 m lang vom Giebel herabhingen. An Stengeln und Ranken vereinzelt, schon häufiger an den Blattstielen, ganz besonders aber auf der Unterseite von Blattspreiten und Nebenblättern waren Perldrüsen in Menge an den Rippen vorhanden, und zwar schon an den eben aus der Knospenlage hervortretenden Teilen.

Daß die trockene Luft des hellen Raumes die massenhafte Ausbildung der Perldrüsen veranlaßt hatte, bewiesen die Folgen der Einführung von Triebspitzen in feucht gehaltene Glaszylinder. Hier blieben die neu heranwachsenden Teile fast ganz frei von Perldrüsen, die bald

---

1) Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., pag. 52. Jena 1916.

wieder erschienen, nachdem die Triebe einige Zeit der trockenen Luft ausgesetzt gewesen waren.

Ähnliche Ergebnisse wurden mit eingetopfter junger Ampelopsis Veitchii erzielt. Die bis zum 30. Juli im Freien, an schattigem, feuchtem Orte untergebrachten Pflanzen kamen, die eine in den oben genannten Raum, die andere in eine feuchte Abteilung des Gewächshauses und wurde häufig am Abend bespritzt. Am 31. August zeigte die in feuchter Umgebung gehaltene Pflanze nur ganz wenige Perldrüsen; bei dem von trockener Luft umgebenen Exemplar hatten sich dagegen, schon nach 2 Tagen, an den jüngsten Blättern einige gebildet und ihre Zahl nahm derart zu, daß gegen Ende Juli alle jüngeren Blätter diese Gebilde in größerer Zahl an den Rippen der Blattunterseite, am Stiel, vereinzelt auch an den Stengelgliedern und Ranken trugen. An älteren, aber noch lebenskräftigen Blättern traten sie nur ganz vereinzelt auf.

Weniger als die untersuchten Ampelopsisarten neigt Vitis vinifera zur Perldrüsenbildung; doch gelang es auch, eine im Freien gewachsene, bis jetzt davon freie Keimpflanze dazu zu veranlassen. Sie wurde vorsichtig eingetopft, zunächst zum Anwachsen ins Warmhaus gestellt und Ende August in einem trockenen, gut beleuchteten Raum untergebracht. Nach 14 Tagen waren an einem einzigen Blatt 14 völlig ausgebildete Drüsen vorhanden, zahlreiche andere an den jüngeren Blättern eben in der Ausbildung begriffen.

Trockene Luft befördert also in hohem Grade die Perldrüsenbildung, eine Wahrnehmung, die der Angabe Küster's, der sie bei A. Veitchii an Blättern, die mit der Oberseite auf Wasser schwammen, schon nach 24 Stunden entstehen sah, zunächst zu widersprechen scheint. Die Aufklärung dieses Widerspruches muß eingehenderen, verschieden abgeänderten Versuchen vorbehalten bleiben. Es wird zu unterscheiden sein zwischen der Vorbereitung zur Bildung dieser Wucherungen und den ihr Auswachsen begünstigenden Ursachen.

Zugunsten der hier ansgesprochenen Vermutung, die in den Perldrüsen die Folge unterdrückter Guttation sieht, sprechen auch Versuche, die im Winter und im ersten Frühjahr mit abgeschnittenen Sprossen der genannten Versuchspflanzen ausgeführt wurden. Mit den Schnittflächen in Wasser tauchend, standen die einen an der Südseite eines Warmhauses, wo sie vor Bespritzen geschützt, von verhältnismäßig trockener Luft umgeben waren; die anderen waren in zugedeckten Glasgefäßen untergebracht an der Nordseite des Hauses, wo sie fort-

während, infolge häufigen Bebrausens, nahezu gesättigter Luft ausgesetzt waren. Gegen Mitte März trugen die trockener stehenden Exemplare bereits zahlreiche, große Perldrüsen an den starken Rippen der Unterseite der entfalteten Blätter. An den möglichst feucht gehaltenen Sprossen fehlte an manchen Blättern davon noch jede Spur; an anderen wieder waren die Drüsen meist so winzig, daß sie erst mit der Lupe zu sehen waren und wenn überhaupt erst viel später heranwuchsen.

Diese Wahrnehmungen an unbewurzelten Sprossen sprechen, wenn auch noch andere Ursachen im Spiel sein mögen, gleichfalls für die oben vertretene Auffassung, die das Entstehen der Perldrüsen der Zurückhaltung von Exkreten zuschreibt. Der spärlichere Perldrüsenbesatz an den sehr feucht gehaltenen Sprossen dürfte auf der unter diesen Umständen möglichen Ausscheidung beruhen, eine Möglichkeit, die bei den trockener gehaltenen Objekten nicht gegeben war.

Bei diesen und ähnlichen Versuchen mit abgeschnittenen Sprossen von Ampelopsis fiel mir auf, daß die Größe der Zweigstücke darüber entscheidet, ob sich viel oder wenig Perldrüsen zeigen werden an den jungen, aus den Ruheknospen hervorgegangenen Trieben. Nachdem ich einmal hierauf aufmerksam geworden war, stellte ich vergleichende Versuche an mit schmächtigen vorjährigen Stengeln der beiden Ampelopsis-Arten und mehrjährigen, dicken, mehrere Dezimeter langen Stammstücken mit zahlreichen Knospen.

Von 20 schmächtigen Stengeln hatten 18 der A. radicantissima und 15 der A. Veitchii kräftig heranwachsende Triebe mit gut ausgebildeten Blättern entwickelt, die am 30. April alle vollständig frei von Perldrüsen waren. An den gleichzeitig (3. April) in Kultur genommenen starken Stammstücken trugen dagegen die jungen Triebe äußerst zahlreiche Drüsen an den üblichen Stellen. Einzelne Blätter mit noch gefalteten Spreiten waren damit so dicht besetzt, daß das Gesamtvolumen der weißen Kügelchen dasjenige des Blattes selbst übertraf. Bei weiterem Wachstum der Spreiten rückten dann die sich noch stark vergrößernden Kugeln auseinander. Wenn sich auch in anderen Versuchen nicht so starke Unterschiede herausstellten, so trat doch immer der Gegensatz zwischen schwachen und starken Zweigstücken hervor. Auf Grund meiner Auffassung von den Ursachen der Perldrüsenbildung neige ich zu der Annahme, daß der Unterschied darauf beruhe, daß den Jungtrieben aus starken Sprossen mehr Stoffe zufließen als denjenigen aus schmächtigen; es werden mithin bei ihnen

auch mehr Abfallstoffe vorhanden sein, die durch ihre Gegenwart die Entstehung dieser krankhaften Gebilde veranlassen.

Zusammenfassung. Die Bedeutung der wässerigen Ausscheidungen liegt nicht in der etwaigen Verhinderung einer, falls sie überhaupt unter natürlichen Verhältnissen eintritt, dann harmlosen Infiltration der Interzellarräume; sie ist vielmehr auf dem Gebiet der Salzökonomie zu suchen. Was zunächst die Nährsalzaufnahme betrifft, so ist eine solche von außen vermittels der Wasserspalten und Wasserdrüsen im allgemeinen von durchaus untergeordneter Bedeutung, falls nicht die Oberfläche der Blätter für Salzlösungen durchlässig ist, eine Eigenschaft, welche man sich bekanntlich bei der Bekämpfung verschiedener Unkräuter (Ackersenf, Ackerdistel) und zwecks der Heilung der Chlorose zunutze macht, ja die sogar eine neue, von Hiltner empfohlene Düngung ermöglicht.

Diese Annahme wird durch die Beobachtung bestätigt, daß fast alle Schattenpflanzen, vornehmlich die Kräuter, aber auch manche Holzgewächse, soweit sie schnellwüchsig und autotroph sind, stark ausscheiden. Pflanzen, denen die Guttation fehlt, und die dennoch bei geringerem Lichtgenuß gedeihen, sind fast durchweg mykotroph.

Die fördernde Wirkung der Ausscheidung kommt ferner den nach einmaligem Fruchten absterbenden Zwergpflanzen zugute und auch die meist stark transpirierenden Wurzelparasiten machen sie sich zu Nutzen, besonders die Rhinanthaceen, die auf die Reservestoffe der Samen solange angewiesen sind, bis sie die Haustorien ausgebildet haben. Wenn bei Viscum und Thesium Guttation fehlt, so dürfte sich dies daraus erklären, daß sie als ausdauernde Gewächse ernährungsphysiologisch günstiger gestellt sind als einjährige Pflanzen.

Eine weitere, vielleicht noch wichtigere Aufgabe der Hydathoden ist die Beseitigung verschiedener, nicht mehr verwertbarer Stoffe, deren Anhäufung im Inneren der Pflanze mehr oder weniger schädlich wirkt, ja zum Tode der ganzen Pflanze führen kann.

Während die mit Wasserdrüsen ausgestatteten Gewächse auch in trockenerer Luft auszuscheiden vermögen und sich an den Ausscheidungsstellen mit Krümeligen Exkretrückständen bedecken (Phaseolus, Vicia, Lathyrus, Althaea, manche Farne), läßt sich bei den Wasserspalten führenden Arten die Exkretion dadurch verhindern, daß man sie Tag und Nacht einer sehr trockenen Zimmerluft aussetzt. Die schädlichen Folgen der unterbundenen Ausscheidung treten zwar bei den verschiedenen Pflanzen nicht gleich schnell und gleich stark auf, sind

aber bei manchen so ausgeprägt, daß die Krankheitserscheinungen kaum anders gedeutet werden können. Bei Impatiens noli tangere beginnt die Erkrankung mit dem Verfärben, Braunwerden und schließlichem Absterben der Blattspitzen und greift dann auf andere, in der Nähe der Wasserspalten gelegene Spreitenteile über. Equisetum-Arten zeigen eine basipetal fortschreidende Bräunung der Internodien, die bis zum Absterben ganzer Sprosse führen kann. Bei Carex, Gramineen, Pilularia bedingt die Anhäufung von Exkreten im Inneren gleichfalls das Absterben der Blattspitzen. Für Fragaria endlich bedeutet die Unterbindung der Exkretion den Tod der ganzen Pflanze.

Es muß einstweilen dahin gestellt bleiben, wodurch die Schädigung bedingt ist, ob durch physikalische oder chemische Vorgänge; man wird an osmotische Verhältnisse oder Vergiftungserscheinungen denken können. Die Verjauchung, die sich im Inneren der Equisetumsprosse zeigt, macht eine Vergiftung (durch Kalium?) wahrscheinlich. Wenn endlich Cruciferen durch derartige Eingriffe scheinbar nicht oder doch nur wenig geschädigt werden, so dürfte dies vielleicht dem Saftreichtum ihrer Blätter und ihrer Anpassung an nährsalzreiche Böden zuzuschreiben sein.

Daß es in all diesen Fällen nicht um die Beseitigung des bloßen Wassers, sondern um die der darin gelösten Exkrete handelt, dürfte ohne weiteres einleuchten, da ja die stets gesund gebliebenen Vergleichspflanzen bezüglich der Transpirationsmöglichkeit von den Versuchspflanzen nichts voraus hatten.

Die Perldrüsen der Ampelideen sind krankhafte Gebilde, deren Entstehung wahrscheinlich auf verhinderter Exkretion beruht.

V. Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungszustand und verschiedenen Vorgängen (Atmung, Nastieen, Exkretion).

Die Exkretion, die unter allen Umständen an einen gewissen Wassergehalt der Ausscheidungsorgane gebunden sein wird, ist je nach der Art dieser letzteren in sehr verschiedenem Grade abhängig von der Ergiebigkeit der Wasseraufnahme der ausscheidenden Pflanzen. Ohne auf physiologische Einzelheiten einzugehen, erinnere ich nur daran, daß durch Steigerung der Transpiration in trockener Zimmerluft (vgl. pag. 33) die Guttation durch Wasserspalten zum Teil völlig verhindert werden konnte, während dies bei Wasserdrüsen nicht oder doch nur in geringerem Grade gelang und die extrafloralen Nektarien

endlich ihre Tätigkeit anscheinend ungehindert und unbegrenzt fortzusetzen vermochten. Wenn nun bei den Wasserspalten führenden Pflanzen durch erhöhte Transpiration die Exkretion erschwert oder gar verhindert werden kann, so wird andererseits Herabsetzung der Wasserdampfabgabe die Guttation befördern müssen, in besonders hervorragendem Maße, wenn die Aufnahme durch die Wurzeln begünstigt wird. Zum Vorzeigen der Guttation ist es denn auch üblich, den Wurzeln der unter Glaskästen gehaltenen Pflanzen warmes Wasser zuzuführen.

In der freien Natur beginnt die Exkretion, je nach dem Wassergehalt des Bodens und der Luftfeuchtigkeit, früher oder später in den Abendstunden; begünstigt wird sie in hohem Grade durch Windstille. Da nun die Transpirationsgröße nicht allein durch die atmosphärischen Zustände, sondern auch durch das Verhalten der Spaltöffnungen beeinflußt wird, so stellt sich von selbst die Frage nach den Beziehungen zwischen Spaltenweite und Exkretion. Wie bekannt öffnen sich bei heiterem Wetter die Stomata frühmorgens und erreichen die größte Spaltweite, die nicht lange beibehalten wird, um Mittag herum. Früher oder später nach Mittag beginnt die Verengerung, und bei Sonnenuntergang ist die geringste Spaltweite erreicht, die während der Nacht erhalten bleibt. Bei manchen Pflanzen geht die nächtliche Verengung der Spaltöffnungen bis zum vollständigen Verschluß, bei anderen bleibt sie mehr oder weniger davon entfernt.

Die Folgen des Spaltenverschlusses für verschiedene physiologische Vorgänge scheinen mir, trotz verschiedener Anläufe, noch nicht hinreichend Beachtung gefunden zu haben. Er bedeutet nämlich nicht bloß eine Minderung der Wasserdampfabgabe, sondern auch eine Erschwerung der Kohlensäureaushauchung, mithin eine Verringerung des Verlustes an organischer Substanz während der Nacht. Dies dürfte nicht nur für die Sukkulenten mit geringer Oberflächenentwicklung der Assimilationsorgane, sondern auch für andere Gewächse mit strengem Spaltenverschluß von Bedeutung sein.

Bei Stamm- und Blattsukkulenten, aber auch bei manchen Gewächsen mit weniger massigen Assimilationsorganen, werden während der nächtlichen Lichtentziehung beim Atmungsvorgang statt Kohlensäure Apfelsäure oder andere organische Säuren gebildet. „Für diese Pflanzen, bei denen der Gasaustausch und insbesondere die Gewinnung von Kohlensäure erschwert ist, bietet es ohne Frage Vorteil, wenn während der Nacht möglichst wenig Kohlensäure durch den Atmungsprozeß verloren geht“ (Pfeffer, Physiologie, II. Aufl., Bd. I, pag. 390 u. ff.).

Soweit meine Untersuchungen reichen, tritt nun bei diesen Gewächsen schon frühzeitig Spaltenschluß ein, und zwar nicht nur bei Nacht, sondern auch während des Tags unter wenig günstigen Assimilationsbedingungen.

Die Frage nach der Beteiligung der Spaltöffnungen beim Atmungsgaswechsel ist noch strittig und verdient jedenfalls noch weitere Beachtung. Gegen die sonst geltende Annahme sprechen z. B. die Versuchsergebnisse von A. Meyer und N. T. Deleano[1]), nach welchen der Spaltöffnungszustand für die Entstehung der Periodizität der CO_2-Produktion bei Vitis vinifera keine Bedeutung haben soll. Linsbauer[2]) spricht sich ganz allgemein dahin aus, daß der Atmungsgaswechsel sich ungestört bei geschlossenen, ja selbst bei fehlenden Spaltöffnungen vollzieht. In letzterem Fall muß dies ja zutreffen, wahrscheinlich auch bei hygrophilen Gewächsen mit sehr wegsamer Cuticula. Anders dürfte es sich verhalten bei Pflanzen mit dicker Cuticula, also bei lederartigen Blättern (z. B. Ficus elastica und anderen Immergrünen), Stamm- und Blattsukkulenten, überhaupt bei Gewächsen mit hermetischem Spaltenverschluß. Bei erneuten Untersuchungen dieser Frage wird man also bei der Auswahl der Versuchspflanzen deren Ökologie zu berücksichtigen haben.

Unter den mannigfaltigen Faktoren, welche den Zustand der Spaltöffnungen beeinflussen, ist von unserem Gesichtspunkt aus noch besonders beachtenswert die von F. Darwin festgestellte, durch Linsbauer (l. c. I, pag. 127) eingehender erforschte Wirkung der Kohlensäure bemerkenswert. Nach letzterem wirkt CO_2-Anhäufung in gleicher Weise wie Verdunkelung auf die Schließbewegung, während umgekehrt Belichtung und CO_2-Entzug gleichsinnig eine Öffnung bewirken. Es ist möglich, sogar wahrscheinlich, daß dies Verhalten von großer biologischer Bedeutung ist. Da nämlich bei Lichtentzug, infolge des Ausfalls der Zerlegung der CO_2, aber fortgesetzter Atmung, im Blattinneren zunächst eine CO_2-Zunahme eintritt, welche die Stomata mit einer Schließbewegung beantworten, so wird das Entweichen der Kohlensäure, das bei geschlossenen Spalten nur noch durch die Cuticula vor sich gehen kann, erschwert, mithin der Verlust an organischer

---

1) Meyer, A. und Deleano, N. T., Die periodischen Tag- und Nachtschwankungen der Atmungsgröße. Zeitschrift für Botanik 1911, Bd. III, pag. 667.

2) Linsbauer, K. II, Über die Physiologie der Spaltöffnungen. Die Naturwissenschaften, 1918, Bd. VI, pag. 85.

Substanz verringert. Bei vielen Gewächsen, wie bekannt nicht nur bei Sukkulenten, werden dann statt Kohlensäure organische Säuren beim Atmungsprozeß gebildet, was eine weitere, wohl noch viel stärkere Verringerung des nächtlichen Verlustes an organischer Substanz bedeuten mag.

Über die durch zunehmenden CO_2-Gehalt bedingte Herabsetzung der Transpiration (vgl. Linsbauer I, pag. 137) liegen schon mehrere übereinstimmende Beobachtungen vor. Wie groß die Bedeutung des Spaltenschlusses für die Ernährungsbilanz sein mag, ist vor der Hand nicht abzusehen.

Eine andere meines Wissens noch nicht behandelte Frage betrifft die Beziehungen zwischen Spaltenweite und nastischen Krümmungen, die auf Unterschieden des Wachstums oder des Turgors an den entgegengesetzten Seiten der Organe beruhen. Hier soll zunächst von denjenigen die Rede sein, die durch Veränderungen des Wassergehalts hervorgerufen werden.

Bei der oft untersuchten Impatiens parviflora verharren, wie bekannt, die noch wachstumsfähigen Blätter während des Tages in der schon am frühen Morgen eingenommenen horizontalen Tagstellung. Bei beginnender Dunkelheit tritt dann ziemlich schnell eine Senkbewegung ein, die dahin führt, daß die Blätter mit der Spitze den Stengel berühren.

Wie Hermann[1]) gezeigt hat, spielen die Spaltöffnungen auf der Unterseite der Gelenke bei den Bewegungen der Blätter der Marantaceen eine wesentliche Rolle; ihre Ausschaltung durch Benetzung mit Wasser oder Bestreichen mit Kakaobutter ist gleichbedeutend mit der Aufhebung der Blattbewegung. Bei den nyktinastischen Krümmungen junger, noch wachstumsfähiger Blätter dürften die Stomata gleichfalls, zum mindesten bei der Einleitung der Schlafbewegung, ganz wesentlich mitwirken. Aber auch bei anderen Erscheinungen — Hydronastie und Chemonastie — wird das Verhalten der Spaltöffnungen, mehr als dies bisher geschehen, zu berücksichtigen sein. Hierdurch wird allerdings die Untersuchung in unliebsamer Weise erschwert.

Urtica dioica gehört zu den Pflanzen, deren noch im Wachstum begriffene Blätter bei Verdunkelung sich epinastisch krümmen; dasselbe stellt sich ein bei Versenkung der Pflanze unter Wasser, bei Bespritzung, bei Unterbringung in einen feucht gehaltenen Glaskasten,

1) Hermann, W., Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehungen zur Transpiration. Flora 1917.

alles Umstände, die an sich schon die Transpiration herabsetzen. Aber auch unter in bezug auf Wassergehalt der Umgebung entgegengesetzten Bedingungen, nämlich in trockener Laboratoriumluft, zeigen die Blätter merkwürdigerweise dasselbe Verhalten. Die Brennessel gehört eben zu den Pflanzen, die, wie die Kobaltpapierprobe und die Infiltrationsmethode zeigen, bei Verdunkelung die Spaltöffnungen bald verschließen. Einen gleichsinnigen Erfolg — Verschluß der Stomata — hat nun auch die durch Leuchtgas verunreinigte Laboratoriumluft. Während reiner Luft ausgesetzte Blätter mit der Unterseite ein bestimmtes Kobaltpapier schon in weniger als einer Minute verfärben, tritt bei gleichalterigen Spreiten, die nach mehrtägigem Aufenthalt im Laboratorium sich stark epinastisch gekrümmt haben, auch nach einer Viertelstunde noch keine Verfärbung ein. Gleichsinnige Unterschiede wurden bei Impatiens parviflora, Ervum lens, Sambucus nigra gefunden; geringere Unterschiede wurden bisher beobachtet bei Maranta Kerchoveana, Tropaeolum majus. Bei Callisia repens, deren Blätter, wie Wächter[1]) gefunden hat, sich unter Wasser, wie unter Einwirkung von Leuchtgas, stark epinastisch krümmen, fand ich nach mehrtägigem Aufenthalt in Laboratoriumluft die Stomata geschlossen: nach 10 Minuten war Kobaltpapier noch nicht oder kaum gerötet, während nicht vergaste Blätter dies schon nach $1^1/_2$—2 Minuten getan hatten; Jodbenzol drang nur langsam ein und zwar vom Rande aus. Die am unverletzten Blatt durchführbare mikroskopische Untersuchung ergab vollständigen Verschluß der Spalten an den vergasten Blättern.

Die Spaltenweite wird also bei künftigen Untersuchungen der Wirkungen der Laboratoriumluft sorgfältig berücksichtigt werden müssen, da mindestens ein Teil der bisher beobachteten Erscheinungen höchstwahrscheinlich auf den Folgen des Spaltenschlusses beruht, so die Zunahme des Turgors wegen der herabgesetzten Transpiration. Andere Besonderheiten wie die beobachtete Zunahme des Asparagins dürfte mit dem Kohlehydratmangel zusammenhängen, der selbst durch den Verschluß der Stomata verursacht ist. Letzteren habe ich nicht nur bei chemonastische Krümmungen zeigenden Blättern gefunden, sondern auch dort, wo den Pflanzen äußerlich von Folgen der Gaswirkung nichts anzumerken war. Bei Infiltrationsversuchen erwiesen sich die Stomata geschlossen bei Phalangium lineare, Impatiens Holstii,

---

1) Wächter, W., Hydronastische Bewegungen der Blätter von Callisia repens. Jahrb. f. wiss. Bot. 1914, Bd. LIII.

Cochlearia officinalis, Mimulus luteus, Valeriana dioica, Leontodon taraxacum.

Als besonders geeignete Objekte erwiesen sich sukkulente Begonienblätter mit glatter Oberhaut, bei denen am Blatt der Spaltöffnungszustand unter dem Mikroskop bei unversehrter Epidermis zu erkennen ist. Von einer halbierten Spreite wurde eine mit der Schnittfläche in Wasser tauchende Hälfte unter Glasglocke in reiner Luft, hellem, diffusem Licht vom Südfenster ausgesetzt; die andere Hälfte befand sich an gleicher Stelle unter einer tubulierten Glocke, in welche zeitweise Leuchtgas hineingeleitet wurde. Nach Verlauf von zwei Stunden (9 Uhr ^{45}—11 Uhr ^{45}) waren die Stomata der nicht vergasten Hälfte weit offen, die der vergasten geschlossen. Die Jodprobe ergab in Übereinstimmung mit den Befunden Jljin's, daß die Schließzellen bei offenen Spalten völlig frei von Stärke waren, bei geschlossenen dagegen reichlich Stärke führten. Bei Ranunculus repens fanden sich bei den geschlossenen Spalten große, bei den offenen nur winzige Körner. Es reagieren also die Stomata bei diesen Pflanzen auf Gaswirkung mit einer Schließbewegung, die für das Gedeihen der Pflanzen schädliche Folgen hat.

Es ist selbstverständlich, daß die Reaktion der Schließzellen auf Gasbestandteile, wie auch ihre Folgen nicht biologisch gewertet werden können, da die Blätter in der Natur nie mit Leuchtgas in Berührung kommen. Die wegen ihrer Wirkungen unvorteilhafte Reaktion der Schließzellen ist in deren hoher Empfindlichkeit begründet. Ich erinnere hier an den analogen Fall bei Mimosa pudica, deren Bewegungen nicht nur durch Berührung, Licht und andere natürliche Reize, sondern auch durch ganz ungewohnte chemische Reize ausgelöst werden.

Da der Assimilationswechsel ganz vorwiegend durch die Stomata vor sich geht, darf es nicht wundern, wenn die in Laboratoriumluft stehenden Pflanzen sehr arm an Stärke sind. Bei verschiedenen Arten fand ich in den Spreiten, obwohl die Töpfe am Südfenster standen, sehr wenig, bei manchen, nach längerem Aufenthalt in der schädlichen Atmosphäre, zeitweise gar keine Stärke in den Zellen des Assimilationsgewebes, so bei der Kartoffel, Linse, Phaseolus, Sambucus nigra, Taraxacum, Cystopteris bulbifera und manchen anderen. An einzelnen Tagen fand ich in Stückchen von bereits stärkefrei gefundenen Spreiten wieder deutliche Spuren dieses Kohlehydrats; es war dies besonders der Fall an den während des Kriegs so häufigen Gassperrtagen. Trotz der Gegenwart von Leuchtgas in abgeschlossenen Glasbehältern verrät die Jodprobe bald eine starke Stärkeanhäufung,

wenn die Blätter in an Kohlensäure angereicherter Atmosphäre gehalten worden sind. Bei Pflanzen ohne den Gaswechsel erschwerender Cuticula fand ich stets Stärke. So bei vorher entstärkter Spirogyra, Fegatella, auch dann, wenn ein fortlaufender Leuchtgasstrom durch die Behälter geleitet wurde. Der Prozeß der Kohlenstoffassimilation selbst wurde also keineswegs verhindert, ein deutlicher Beweis dafür, daß der Verschluß der Stomata in erster Linie bei der Erklärung der schädlichen Wirkungen der Laboratoriumluft in Betracht kommt.

Auf den Spaltenverschluß ist auch das bekannte Ausbleiben der geotropischen Krümmungen bei Fortdauer der phototropischen zurückzuführen. Nach längerem Aufenthalt in Laboratoriumluft verschwindet nämlich die Stärke sogar aus den Zellen der Stärkescheide und den Wurzelspitzen, wenn die Pflanzen schwach belichtet werden. Diese Wahrnehmungen liefern eine einwandfreie Stütze der Haberlandt-Nemec'schen Statolithentheorie.

Die in Laboratoriumluft ausgehungerten Pflanzen zeigen bekanntlich oft abnorm gedunsene Stengel, deren krankhafte Beschaffenheit wohl auch als eine indirekte Folge des Spaltenverschlusses anzusehen ist. Da die Exkretion von Abfallstoffen in hohem Grade von dem Ernährungszustande abhängt, so unterbleibt dieser die Gesundheit erhaltende Vorgang bei den unterernährten Kümmerlingen unserer Laboratorien und es stellen sich die oft beschriebenen Abnormitäten als Folgen der Exkretzurückhaltung ein. In einer späteren Abhandlung soll auf die hier nur kurz angedeuteten Fragen näher eingegangen werden.

In der Laboratoriumluft steht der Forschung ein bequemes Mittel zur Herbeiführung der Erschöpfung der Pflanzen an Kohlehydraten zur Verfügung, was für mancherlei Untersuchungen von Wert sein dürfte. Andererseits bilden die mitgeteilten Befunde, die durch weitere Untersuchungen ergänzt werden sollen, eine für den Pflanzenphysiologen höchst unangenehme Überraschung, da sie zeigen, daß die unreine Laboratoriumluft sich nicht nur dort geltend macht, wo die Pflanzen durch die ohne weiteres sichtbaren Änderungen des normalen Verhaltens ihren krankhaften Zustand verraten; die schädlichen Wirkungen sind viel verbreiteter, als man bisher anzunehmen geneigt war. Der pflanzenphysiologische Betrieb wird in hohem Grade erschwert; quantitative Assimilations- und Atmungsversuche und sicher noch mancherlei andere Untersuchungen werden nur in reiner Luft ausgeführt werden dürfen.

Auf das Konto der durch Spaltenverschluß bedingten Erschwerung der Assimilation muß wohl in erster Linie das kümmerliche Gedeihen von Zierpflanzen in Wohnräumen mit Gasbeleuchtung gesetzt werden: die Pflanzen leiden an Unterernährung. Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß der oder die giftigen Bestandteile des Leuchtgases — nach Wehmer[1]) soll es in erster Linie Blausäure sein — auch bei der äußerst starken Verdünnung in der Laboratoriumluft ihre Wirkung nicht bloß auf die Schließzellen, sondern auch auf andere Gewebeelemente ausüben können.

Es sei hier noch erwähnt, daß an chemonastisch gekrümmten Blättern der Brennessel die Krümmungen an noch wachstumsfähigen Blättern bei Besonnung nach wenigen (2—3) Stunden — auch bei weiterem Aufenthalt im Laboratorium — völlig zurückgehen. Dies gilt nicht bloß für die Laubblätter, sondern auch für die Kotyledonen. Über Nacht pflegen dann die Krümmungen sich wieder einzustellen. Ob die geschilderte Stellungsänderung auf direkter Wirkung des Lichtes beruht oder Folge erhöhter, den Turgor herabsetzender Transpiration ist, muß ich dahin gestellt sein lassen.

Bei manchen Gewächsen tritt bekanntlich an älteren, dem Absterben entgegengehenden Blättern eine Änderung der Lage ein, die sich darin äußert, daß sie durch epinastische Krümmung des Stiels steil nach unten gerichtet werden, so bei Aucuba, Ficus elastica und manchen anderen Immergrünen; besonders auffällig ist dies bei den Wedeln der Cycadeen (Cycas revoluta, Dioon edule), die durch starke Abwärtskrümmung des Blattstielgrundes herabhängen und so gewissermaßen den jüngeren Wedeln Platz machen. Es wird zu prüfen sein, ob diese Erscheinung nicht gleichfalls durch Spaltenverschluß eingeleitet wird.

Wenden wir uns nun den Beziehungen zwischen Spaltenweite und Exkretion zu. Bei Beobachtungen im Freien läßt sich in den feuchten Abendstunden der Spaltöffnungszustand nur durch die In-

---

1) Wehmer, C., Leuchtgaswirkung auf Pflanzen. Blausäure als gefährlichster Gasbestandteil. Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft 1918, Bd. XXXVI, pag. 460.

filtrationsmethode prüfen; in vielen Fällen wurden außerdem die sofort nach der Abtrennung in Glasdosen aufbewahrten Blätter im Laboratorium der Kobaltprobe unterworfen. Auf Petroläther[1]), der noch durch sehr verengte Spalten eindringt, wenn durch Benzol, Alkohol oder Xylol keine Infiltration mehr erfolgt, mußte leider verzichtet werden. Benutzt habe ich Benzol, dem nach Neger's Vorschlag etwas Jod zugesetzt worden war zum Zweck der dauernden Dunkelfärbung der infiltrierten Spreiten. Bei stärkehaltigen Blättern, um die es sich hier fast allein handelt, tritt fast sofort nach der Betupfung mit dem Infiltrationsmittel eine die Erkennung des Eindringens fördernde, bleibende Verdunkelung der infiltrierten Stellen ein. Da die Blätter mancher Gewächse die tatsächlich eingetretene Infiltration nicht oder nur schwer erkennen lassen, so wurde zur Vermeidung dieser Fehlerquelle mit der unverletzten Spreite zugleich eine vorher oberflächlich geritzte Stelle betupft. Die Versuche wurden zum Teil im Mai, zum Teil im August, vor Eintritt der Dämmerung, meist an im Garten stehenden Pflanzen vorgenommen. Die Ergebnisse waren je nach dem Alter der Blätter, von denen aber nur ganz gesunde verwendet wurden, und je nach den Witterungsverhältnissen des Tages, ziemlich wechselnd; doch zeigte die Mehrzahl der Pflanzen mit kräftiger Ausscheidung nicht sofortige Infiltration, wodurch sich eine weitgehende Verengerung (Verschluß?) der Stomata kundgibt.

Bei diesen Untersuchungen stellte sich als Regel heraus, daß bei krautigen Pflanzen mit starker Ausscheidung die Spalten sich früh am Abend verengen und oft hermetisch verschließen. So zeigten im Mai Equisetum limosum, E. hiemale, die tagüber meist schon nach wenigen Sekunden Kobaltpapier verfärben und durch Jodbenzol sofort infiltriert werden, in den Abendstunden (6 Uhr) weitgehende Verengung. Nach weiterer halbstündiger Verdunkelung war, auch nach Ablauf einer Viertelstunde, nur an den Blattquirlen, den Sitzen der Ausscheidung, Verfärbung des Kobaltpapiers wahrzunehmen.

Geschlossen oder nahezu geschlossen fand ich die Spaltöffnungen

---

1) Über die Infiltrationsmethode siehe:

1. Molisch, H., Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen. Zeitschrift für Botanik, 1912, pag. 106.

2. Stein, Emmy, I. Bemerkungen zu der eben genannten Arbeit von Molisch. Ber. d. bot. Ges. 1912, pag. 66 und II. Über Schwankungen stomatärer Öffnungsweite. Diss., Jena 1913.

3. Neger, F. W., Eine abgekürzte Jodprobe. Ber. d. deutschen bot. Gesellschaft 1912, pag. 94.

bei Scolopendrium, Osmunda, Onoclea, Marsilia, Pilularia, verschiedenen Gräsern, Luzula silvatica, Urtica, Parietaria, Rumex acetosa, Mercurialis annua u. perennis, Menyanthes, Hippuris, Circaea lutetiana, Chelidonium majus, Ranunculus lingua, Fragaria vesca, Geum urbanum, Alchemilla vulgaris, Viola odorata, Geranium Robertianum, Impatiens parviflora, I. noli-tangere (weniger), Malva rotundifolia, Cicuta virosa, Bryonia dioica, Valeriana dioica, Mentha piperita, Origanum vulgare, Hyssopus, Teucrium chamaedrys, Veronica beccabunga, Datura Stramonium.

Beachtenswert ist das verschiedene Verhalten von Gräsern und der auf ihnen schmarotzenden Rhinanthaceen. Gräser, die in den Vormittagsstunden schon nach weniger als einer Minute das Papier verfärben, brauchen dazu in den Abendstunden in der Regel bedeutend längere Zeit: 5 Min. (August) Triticum sativum, Brachypodium pinnatum, Avena sativa, Panicum miliaceum, noch länger, bis 15 Min. Avena elatior, Triticum repens. Dactylis glomerata hatte dagegen auch nach längerer Verdunkelung noch wegsame Spalten.

Bei den besonders auf Graswurzeln schmarotzenden Rhinanthus major und minor waren die Stomata abends 7 Uhr selbst nach vierstündiger künstlicher Verdunkelung dagegen noch weit offen; desgleichen, aber in etwas geringerem Grade, bei Thesium montanum (vgl. pag. 68). Die durch die Wurzeln der Wirtspflanze vermittelte Nährsalzversorgung wird bei diesen Salzparasiten durch das Offenbleiben der Spaltöffnungen zu dem bei Rhinanthus die Wasserdrüsentätigkeit hinzukommt, unterstützt.

Bei mykotrophen Gewächsen bleiben in den Abendstunden, auch nach schon im Nachmittag eingeleiteter Verdunkelung, die Stomata gleichfalls meist ziemlich weit geöffnet, so bei verschiedenen einheimischen Orchideen, bei denen sie schon Leitgeb[1]) die ganze Nacht hindurch, mit Ausnahme des ausscheidenden Cypripedium, offen gefunden hatte. Ich selbst fand sie offen bei Gymnadenia Conopea, Orchis latifolia, O. sambucina, Epipactis latifolia, Colchicum, Gentiana lutea, G. cruciata, G. germanica, Polygala comosa, P. amara, Pirola secunda, P. chlorantha.

Auch bei anderen krautigen Pflanzen ohne oder mit nur spärlicher Exkretion fand ich die Stomata über Nacht mehr oder weniger

1) Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitteil. d. bot. Instituts zu Graz 1886, Bd. I, pag. 160.

weit offen. Linum usitatissimum, Euphorbia Cyparissias, E. Lathyris, Sonchus laevis, Lactuca virosa, Taraxacum, Asclepias Cornuti, Galeobdolon luteum, Linaria striata, Chenopodium stramonifolium; geschlossen fand ich sie bei verschiedenen Blattsukkulenten: Sedum- und Sempervivum-Arten.

Von kräftig ausscheidenden Pflanzen, deren Stomata über Nacht offen bleiben, sind von anderen Autoren bereits Arten der Gattung Ranunculus genannt worden; ich selbst beobachtete rasche Infiltration und Rötung bei R. repens, R. lanuginosus, ferner bei Papaver somniferum; bei den Cruciferen, die alle ausscheiden, fand ich wechselndes Verhalten.

Bei dem schwankenden, von so verschiedenen Umständen abhängigen Gebahren der Spaltöffnungen können die mitgeteilten, auf wenig zahlreichen und nicht oft genug wiederholten Beobachtungen beruhenden Angaben keinen Anspruch auf größere Genauigkeit machen. Doch weisen sie darauf hin, daß Spaltenverschluß bei der Mehrzahl der Pflanzen mit rasch sich einstellender Guttation schon in den späteren Nachmittagsstunden eintritt; die dadurch bedingte Herabsetzung der Transpiration muß den Eintritt der Ausscheidung und mit ihr die Exkretbeseitigung beschleunigen.

Eingehendere Prüfung verdienen auch die Beziehungen zwischen Spaltenweite und Beginn der Schlafstellung bei Blättern mit Variationsbewegung. Ein besonders geeignetes Objekt hierfür bietet Amicia zygomeris, deren Blättchen zu jeder Tageszeit bei Verdunkelung in Schlafstellung übergehen, und deren Stomata sich nach E. Stein (l. c. II, pag. 35) schon in den Vormittagsstunden, wenn auch langsamer als nachmittags, nach Verdunkelung stark verengern. Es wird allerdings nicht leicht sein, die Ursachen der Bewegung der Foliola festzustellen, ob sie Folge des Spaltenzustandes ist oder eine unmittelbare Wirkung der Verdunkelung auf die Gelenke selbst. Ich schließe hiermit diese fragmentarischen Mitteilungen, die nur den Zweck haben, zu weiteren Studien auf diesem Gebiete anzuregen.

Zusammenfassung. Der nächtliche Spaltenverschluß setzt den Verlust an organischer Substanz herab. Der Zustand des Spaltöffnungsapparats steht in inniger Beziehung zu Hydronastie, Nyktinastie und chemonastischen Erscheinungen.

Die Wirkungen der Laboratoriumluft erklären sich mindestens zum Teil aus dem durch Leuchtgasbestandteile bewirkten Spaltenverschluß. Seine Folgen sind Steigerung des Turgors und darauf beruhende nastische

Krümmungen, in hohem Grad erschwerte C-Assimilation. Die in Zimmern mit Gasbeleuchtung kümmernden Pflanzen leiden dadurch an Unterernährung. Die bei vielen Pflanzen schon in den Nachmittagsstunden eintretende Schließbewegung der Spaltöffnungen fördert die Guttation durch Herabsetzung der Transpiration.

VI. Über Menge, Zusammensetzung, Verbleib und Bedeutung der Aschenbestandteile der Ausscheidungsflüssigkeit verschiedener Exkretionsorgane.

In der durch Wasserspalten ausgeschiedenen Flüssigkeit ist der Trockenrückstand in der Regel gering. Nach Unger[1]) enthielt die von den Blättern von Zea Mais ausgeschiedene Flüssigkeit 0,05% feste Bestandteile und 0,027% Asche; die von Colocasia antiquorum abgesonderte Flüssigkeit 0,056% feste Bestandteile und blos 0,008% Asche. Weit größer sind Trockenrückstand und Asche, in der von Wasserdrüsen stammenden Ausscheidung. Es fanden in der Ausscheidung des Bohnenblattes Nestler[2]) nahezu 0,5% festen Rückstand, Lepeschkin[3]) in der ausgeschiedenen Flüssigkeit von Phaseolus 0,4%, Abutilon 0,5%, Nicotiana 0,1%, Polypodium 0,2%, Camellia 0,5%, Lathyrus odoratus 0,5% Salze in Lösung.

Angesichts der meist so geringen Mengen im Wasser gelöster Stoffe könnte man, wie dies auch wiederholt geschehen ist, versucht sein, den Nutzen oder gar die Notwendigkeit ihrer Beseitigung zu bestreiten. Daß dies nicht der richtige Standpunkt wäre, erweisen aber die oben mitgeteilten, allerdings zunächst sich nur auf eine geringe Anzahl von Gewächsen erstreckenden Versuchsergebnisse, die die Notwendigkeit klar erweisen. Angesichts des oft so geringen Salzgehaltes der flüssigen Ausscheidung ist zu bedenken, daß letztere bereits in früher Jugend beginnt und sich auf längere Zeiträume erstreckt, innerhalb welcher unter

---

1) Zitiert nach der Zusammenfassung von Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie, 1918, 5. Aufl., pag. 465.

2) A. Nestler, Die Sekrettropfen an den Laubblättern von Phaseolus multiflorus und den Malvaceen. Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1899, Bd. XVII, pag. 334.

3) Lepeschkin, II. Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. Beihefte zum botanischen Zentralblatt 1906, Bd. XIX, pag. 438.

natürlichen Verhältnissen fast allnächtlich Exkrete aus der Pflanze entfernt werden, deren Gesamtbetrag uns allerdings bis jetzt noch nicht für eine einzige Pflanze bekannt ist. Versuche, die ich an im Garten ausgepflanzter Colocasia antiquorum eingeleitet hatte, und die dahin zielten, die Menge der Exkrete eines Blattes festzustellen, von seinem Austritt aus der Blattscheide bis zum Aufhören der Flüssigkeitsabsonderung, sind lange vor dem Abschluß, der erst nach mehreren Wochen hätte erzielt werden können, durch Witterungseinflüsse, starke Regengüsse, Sturm, der die Blätter verletzte, gestört worden.

Die Feststellung der Gesamtmenge der von einem Blatt ausgeschiedenen Exkrete, insbesondere der unverbrennlichen Bestandteile, wäre sehr erwünscht. Es ist möglich, daß sie bei manchen Gewächsen den Aschegehalt des Blattes nicht nur erreicht, sondern sogar übertrifft. Wie dem auch sein mag, die bei manchen Gewächsen schon nach kurzer Verhinderung der Ausscheidung sich einstellenden Schädigungen zeigen, daß es wahrscheinlich nicht bloß auf die Gesamtmenge der zurückgehaltenen Stoffe, sondern auf bestimmte Eigenschaften ankommen wird. Hierbei kann man sowohl an etwaige Störungen der osmotischen Zustände, wie auch an direkte Giftwirkungen denken. Dies führt zur Erörterung der Frage, welche Bestandteile der Gesamtausscheidung für die Schädigung besonders verantwortlich sein mögen.

Von den wohl stets in den Exkreten vorhandenen organischen Stoffen wird kaum anzunehmen sein, daß ihre Ausscheidung einen anderen Vorteil bieten wird, als etwa bei dem Vorgang der Exkretion wirksam zu sein. Ruhland (l. c. pag. 430 u. ff.) führt verschiedene Tatsachen an, die dafür sprechen, daß die organischen Stoffe eine wesentliche Rolle bei der Sekretion spielen. Sie wären also bloß Voraussetzung für die Exkretion der anorganischen Verbindungen, die in wechselnden Mengen stets in den ausgeschiedenen Flüssigkeiten vorhanden sind.

In dem Lakmuspapier stark bläuenden Exkretwasser der Wasserdrüsen von Phaseolus und verschiedener Malvaceen hat Nestler (l. c. pag. 334) viel kohlensaures Kali und daneben geringe Mengen von Kalziumkarbonat nachgewiesen. Bei dem an den Ranken, Blattrippen, Hülsen und jungen Samen mit Drüsen versehenen Lathyrus odoratus fand Lepeschkin[1]) in dem hier neutral reagierenden, keine organischen Stoffe führenden Exkret viel P_2O_5, sehr viel Cl, etwas SO_3,

1) Lepeschkin, I. Mémoires de l'Académie imperiale des sciences de St. Pétersbourg, VIII. Sér. Classe physico-math. 1903, Vol. XV, No. 6.

Spuren von N_2O_5, viel K_2O, dgl. Na_2O, kein CaO, kein kohlensaures Alkali. Große Mengen von $CaCo_3$ fand er nach dem Verdampfen der Flüssigkeit in dem alkalisch reagierenden Exkret von Nicotiana, Abutilon, Vicia sativa; kleinere Mengen bei Phaseolus, Camellia, Escallonia; — S_2O_5 bei Abutilon, Camellia und besonders bei Lathyrus; Cl bei Nicotiana (hauptsächlich als $CaCl_2$), Abutilon, Phaseolus, Camellia, Lathyrus (sehr viel), Vicia, Polypodium; — SO_3 bei Abutilon, Nicotiana, Phaseolus. Besonders hervorgehoben werden die überall in großen Mengen vorhandenen Alkalien.

Den obigen Angaben Lepeschkin's über Lathyrus kann ich hinzufügen, daß Magnesium und das von ihm vermißte Kalzium in dem Exkret meiner auf kalkreichem Substrat wachsenden Pflanzen vorhanden waren.

In der aus Wasserspalten hervorgetretener Flüssigkeit, deren Trockenrückstand und Salzgehalt an Menge hinter dem der Wasserdrüsenabsonderung zurückstehen, hat bereits Unger[1]) bei Zea Mais, Richardia aethiopica die Gegenwart von Schwefelsäure, Phosphorsäure, Kieselsäure, Chlor, Kalium, Magnesium und vielem Kalzium festgestellt.

Ich halte es für überflüssig, im einzelnen mitzuteilen, was die mikrochemische Untersuchung von Wasserspaltenexkreten ergeben hat. Wenn nicht in den unmittelbar ausgetretenen Tropfen, so lassen sich doch fast stets in dem eingedampften Exkret Kalium, Kalzium, Chloride, Sulfate, Nitrate, seltener Phosphate und Magnesium nachweisen. Gelingt es nicht, wie es z. B. für Nitrate manchmal der Fall war, so genügt es, den Boden mit einer verdünnten Lösung des fehlenden Stoffes zu begießen, um gewöhnlich schon am folgenden Morgen die Reaktion deutlich hervortreten zu sehen.

Menge und Art der mineralischen Exkrete fallen bei einer und derselben Art verschieden aus, je nach dem Alter von Blättern und Pflanze, der Bodenbeschaffenheit, dem Standort usw. Eins scheint aber sicher, daß es sich wohl kaum jemals um bloßes Wasser handelt. Auf gereinigtem Platinblech aufgefangene kleine Tropfen hinterlassen nach vorsichtigem Eindampfen und Glühen fast stets einen zarten aber deutlichen Anflug, in manchen Fällen sogar eine zusammenhängende Kruste zurück. So verhält es sich schon bei Keimpflanzen, in deren

---

1) Unger, Fr., Über die Allgemeinheit wässeriger Ausscheidungen und deren Bedeutung für das Leben der Pflanzen.

Ausscheidungen, falls sie in guter Gartenerde wurzeln, in der Regel die Gegenwart von Kalium und Chloriden nachzuweisen ist.

Die Ansicht über die Funktion der Wasserdrüsen als Entsalzungsorgane ist besonders einleuchtend für gewisse, auf salzreichen Böden gedeihende Halophyten, deren Blätter sich oft mit dicken Salzkrusten bedecken[1]). Von den zahlreichen einschlägigen Arbeiten sollen hier bloß die neueren von Schtscherback und ganz besonders eine ausgezeichnete Abhandlung von Ruhland berücksichtigt werden. Die auf Anregung von W. Rothert ausgeführte physiologische Untersuchung von J. Schtscherback[2]) hat zum Gegenstand Statice Gmelini, die in hohem Grade die Fähigkeit der Salzausscheidung besitzt und deswegen Böden mit ganz enormem Salzgehalt gut ertragen kann, aber auch auf ganz salzarmem Substrat zu gedeihen vermag.

Manchmal sind die Blätter mit einer glänzenden, hauptsächlich aus Chloriden und Sulfaten von K, Na, Mg bestehenden Salzkruste bedeckt. An abgeschnittenen, mit den Stielen in mit reinem Wasser oder verschiedenen Lösungen gefüllten Reagenzgläsern tauchenden Blättern sah Schtscherback die Spreiten sich mit Exkreten bedecken. Selbst Blattstücke, welche auf verschiedenen Salzlösungen schwimmen, beginnen sogleich unter den Augen des Beobachters sich mit Hilfe ihrer Drüsen von diesen Salzen zu befreien.

Auf Grund vergleichender Versuche mit Blättern, von denen die Salzkruste entfernt worden war, nimmt Schtscherback an, daß verschiedene Stoffe die Sekretion in verschiedenem Grade fördern oder hemmen. „Am meisten fördernd sollen wirken Sulfate und Chloride von Natrium, Kalium und Magnesium. Kalziumverbindungen sollen dagegen, was von Ruhland (pag. 471) bestritten wird, die Exkretion stark hemmen.

Von den kurzen Ausführungen Schtscherback's ausgehend gibt Ruhland eine Darstellung des Baues und des physiologischen Verhaltens der Drüsen. Das stets deutlich alkalisch reagierende Sekret der meist unpassend als „Kalkdrüsen“ bezeichneten Ausscheidungsorgane unterscheidet sich nicht von denjenigen gewöhnlicher Freilandpflanzen, die in Gartenerde ohne besondere Salzzufuhr gewachsen sind. Das Kalziumkarbonat tritt nur deshalb besonders stark in Erscheinung, weil die übrigen leichtlöslichen Stoffe, unter anderen die Chloride, durch Regen weggewaschen werden. Die Drüsen der Statice scheiden

---

1) Vgl. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie 1918, 5. Aufl., pag. 465.

2) J. Schtscherback, Über die Salzausscheidung durch die Blätter von Statice Gmelini. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1910, Bd. XXVIII.

nämlich auch andere aufgenommene Salze aus, sofern sie nur in größeren Mengen geboten werden; auch wichtige Nährstoffe, wie Sulfate, Phosphate, Nitrate, Magnesium und Kalium, finden sich im Exkret, was befremden könnte, wenn nicht zu bedenken wäre, daß alle diese Salze „wegen des mangelnden Anschlusses der Drüsen an das Gefäßbündelsystem des Blattes zuvor reichlich die lebenden Zellen durchströmt haben, so daß sie genügend Gelegenheit hatten, aus der sie durchströmenden Lösung zu schöpfen".

Auf die das Wachstum hemmenden Folgen verhinderter oder doch erschwerter Exkretion in Wasserkulturen, in welchen die Wurzeln von stark konzentrierten Salzlösungen (10%iger NaCl) umspült sind, macht Ruhland (l. c. pag. 476) gleichfalls aufmerksam. Absterben hat er zwar nicht beobachtet, doch sahen die Blätter kränklich aus und waren rötlich überlaufen.

Bei der großen Mehrzahl der ausscheidenden Pflanzen trennen sich, in scharfem Gegensatz zu den mit Salzkrusten sich umgebenden Halophyten und den Kalkschülferchen tragenden Saxifragen, die Exkrete mit dem Lösungswasser mehr oder weniger rasch von den Blättern. Am raschesten geschieht dies bei bereiften Spreiten (z. B. Tropaeolum, Papaver somniferum), wo in einer Nacht zahlreiche Tropfen nacheinander von den Rändern abfallen oder gar, wie bekannt, mit Gewalt ausgespritzt werden (Colocasia antiquorum). Auf benetzbaren Spreiten verbreitet sich dagegen die ausgeschiedene Flüssigkeit über die Fläche oder fließt in den Rinnen der Blattnerven nach den abwärts geneigten Enden oder Rändern der Spreiten, von wo sie tropfenweise zu Boden fällt. Diese von der Brennessel längst bekannte, aber auch sonst verbreitete Erscheinung wird in einer später erscheinenden Arbeit des Herrn J. Fentzke behandelt werden.

Bei unserer einheimischen Pflanzenwelt kommt es, dank der häufigen, die Spreiten abspülenden Regenfälle im Freien nur selten zur Bildung von Salzkrümeln oder gar -krusten, die nach Verdunsten des Wassers zurückbleiben. Bei Zimmerkulturen, wo die Abspülung durch Regen und Tau unterbleibt, habe ich sie bei Malvaceen, Sparmannia, Phaseolus und anderen Wasserdrüsen tragenden Pflanzen gesehen.

In auffallendem Gegensatz zu den Fällen raschen Loslösens der Exkrete von den ausscheidenden Stellen stehen diejenigen Pflanzenteile, bei welchen nicht nur die gelösten Stoffe, sondern auch das Lösungswasser in oft nicht unbeträchtlichen Mengen aufgespeichert werden. Es sind dies die zuerst von M. Treub bei Spathodea campanulata

beschriebenen Wasserkelche, die von Koorders[1]) am eingehendsten untersucht worden sind.

Die fest verschlossenen Blütenknospen verschiedener Bignoniaceen, Solanaceen, Verbenaceen, Scrophulariaceen usw. enthalten kürzere oder längere Zeit das vom Kelch, selten von der Krone ausgeschiedene Wasser fest. Die von Wasserdrüsen besorgte Exkretion erreicht in der Regel ihren Höhepunkt kurz bevor die Geschlechtsorgane fertig ausgebildet sind, wenigstens kurz bevor die Pollenkörner fertig sind und die Samenknospen eine beträchtliche Größe erreicht haben. In seltenen Fällen dauert sie auch während des früheren Fruchtstadiums an. Bei Convolvulaceen, insbesondere bei Stichocardia tiliaefolia, fängt sie dagegen nach Svedelius[2]) erst nach der Anthese an; die von den mächtig anwachsenden, eine Scheinfrucht bildenden Kelchblättern umgebene Frucht reift gleichsam in einem Wasserbade heran.

Der chemischen Beschaffenheit des Wasserkelchinhalts hat schon Treub[3]) (pag. 41) seine Aufmerksamkeit geschenkt. Bei Spathodea fand er 0,65 % Trockensubstanz und 0,48 % Asche, in welcher Nitrate, Chloride, Sulfate, Kalium, Natrium und Kalzium nachgewiesen wurden. Der Inhalt der Wasserkelche anderer Tropengewächse wurde auf Veranlassung von Koorders durch Boorsma untersucht. In dem frisch gesammelten Exkret von Clerodendron Minahassae blieben nach Verdunstung 0,7 % feste Stoffe zurück. In der Spur Asche fanden sich Kalium- und Kalziumkarbonat. Bei Parmentiera cerifera: Feste Stoffe 2,7 %, Asche 0,75 %. Nicandra physaloides: Feste Stoffe 4 %, davon etwa $^1/_6$ Asche. (Der hohe Gehalt mag hier vielleicht daher rühren, daß in dem Blütenknospenwasser stets zahlreiche losgerissene Trichome enthalten sind.) Nitrate und Sulfate fehlten hier, dagegen waren Chloride vorhanden.

In dem Exkret verschiedener, im botanischen Garten von Jena gezogener Nicandra-Pflanzen fand ich selbst Nitrate und Sulfate, von Basen waren vorhanden sehr viel Kalzium und Kalium, Spuren von Magnesium.

---

1) S. H. Koorders, Über die Blütenknospen-Hydathoden einiger tropischer Pflanzen. Annales du jardin bot. de Buitenzorg 1897, Vol. XIV. Hier auch die ältere Literatur.

2) Svedelius, Über das postflorale Wachstum der Kelchblätter einiger Convolvulaceen. Flora 1906, Bd. 96.

3) Treub, M., Les bourgeons floraux du Spathodea campanulata Beauv. Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg 1889, Vol. VIII.

Im Anschluß an Haberlandt und unter Hinweis auf die anatomische Übereinstimmung zwischen den Hydathoden und den extrafloralen Nektarien, die außen auf Wasserkelchen aufsitzen, spricht Koorders (pag. 453) die Ansicht aus, daß beiderlei Gebilde von einem und demselben Typus abzuleiten sind. Diese Ansicht bekämpft Burck[1]), der andererseits aus seinen Beobachtungen schließt, daß die Ausscheidung in den Blütenteilen mit derjenigen an der Oberfläche der Pflanze auch an deren vegetativen Teilen homolog sei und die Anwesenheit des Wassers im Kelch sich daraus erkläre, daß es hier weniger verdunsten könne und sich deshalb hier anhäufe. Die Ausscheidung selbst hält er für bedeutungslos; doch mag sie immerhin die im Kelch eingeschlossenen Teile der Blüten oder die jungen Früchte vor der Vertrocknungsgefahr bewahren.

Auf diese schon von Treub und seinen Nachfolgern geäußerte Ansicht ist meines Erachtens kein besonderes Gewicht zu legen. Da nämlich die zarten Knospen sich gleichsam in einem „Wasserbade" entwickeln, so ist es begreiflich, daß plötzliche Beseitigung der sie umspülenden Flüssigkeit und Ersatz der letzteren durch Luft, von schädlichen Folgen begleitet wird; würde man ja auch ähnliches beobachten nach Entfernung schützender Hüllen bei Blütenknospen anderer Gewächse. Zum Verständnis der eigentümlichen Gebilde wird man sie von ernährungsphysiologischen Gesichtspunkten aus betrachten müssen, nämlich als Entsalzungsorgane, wobei nicht ausgeschlossen ist, daß noch andere Deutungen mehr oder weniger berechtigt sein mögen.

Im Anschluß an die Wasserspalten und Wasserdrüsen wäre hier eine dritte Art von nach außen tätigen Exkretionsorganen zu besprechen, nämlich die von manchen Forschern von Wasserdrüsen abgeleiteten extrafloralen Nektarien, die zwar viel seltener sind als jene, insbesondere in unserer einheimischen Pflanzenwelt nur bei wenigen Arten vorkommen. Diese Gebilde sind schon des öfteren untersucht und physiologisch wie auch biologisch gedeutet worden, wobei dem regen Ameisenbesuch und seinen Folgen besonderes Interesse geschenkt wurde. Nach meiner später auszuführenden Ansicht, erfüllen die extrafloralen Nektarien die gleiche Aufgabe wie Wasserspalten und Wasserdrüsen: sie wirken als Entsalzungsorgane. Wenn die Behandlung dieser Frage hier einstweilen zurückgestellt wird, so geschieht es, um den Gang der Darstellung nicht zu unterbrechen, da an die rein physiologische Seite

1) Burck, Contribution to the Knowledge of Water-Secretion in plants. II. Secretion of Water in the flower. Koninkl. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam 1909, p. 417.

der Nektarienfrage sich unmittelbar mancherlei Fragen anschließen, die mit der hier behandelten Hauptfrage nicht in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Hier genüge es mitzuteilen, daß in dem süßen Exkret der Zucker stets von mineralischen Exkreten (K, Ca, Sulfate, Chloride usw.) begleitet wird, Stoffen, die auch dann noch beseitigt werden können, wenn bei geringerer Wasserdurchströmung die Wasserspalten gar nichts, die Wasserdrüsen nur noch sehr wenig zu leisten vermögen. An sehr trocken gehaltenen Pflanzen, wo letztere versagen, wächst bei verhindertem Ameisenbesuch das sirupöse Exkret zu großen zähen Massen heran, in denen neben auskristallisiertem Rohrzucker in weit größeren Mengen dieselben mineralischen Bestandteile vorkommen, die in den Exkreten der Wasserspalten und Wasserdrüsen nachzuweisen sind.

Auf Grund unserer Untersuchungen der Exkretionsorgane werden wir annehmen dürfen, daß wir in ihnen Werkzeuge zu erblicken haben, die einerseits den Erwerb von Nährsalzen fördern, andererseits aber, und dies mag wohl ihre hauptsächlichste Funktion sein, die Beseitigung nicht weiter verwertbarer mineralischer Exkrete ermöglichen. Sie haben also die Aufgabe, Stoffe zu entfernen, die als unnützer Ballast liegen bleiben oder gar als Gifte den Betrieb stören, ja selbst den Tod von Organen, unter Umständen sogar der ganzen Pflanzen zur Folge haben würden. Wenn auch mit der ausgeschiedenen Flüssigkeit organische Verbindungen (Schleime, Zuckerarten) oft in erheblichen Mengen mit den Salzen ausgeschieden werden (extraflore Nektarien), so kommt es doch in letzter Instanz auf die Beseitigung von Salzen an, so daß man sie, wie wir es schon getan haben, am treffendsten mit dem von Ruhland auf die Drüsen der Halophyten angewendeten Ausdruck „Absalzungsorgane“ bezeichnen kann. Was bei gewissen Bewohnern salzreicher Böden so deutlich hervortritt: die reiche Absonderung von Salzen, die sich in regenarmen Klimaten zu dicken Krusten anhäufen können, ist nur eine extreme Steigerung dessen, was bei der großen Mehrzahl unserer krautigen Gewächse in bescheidenem Maße vorkommt. Niemals handelt es sich bei der Ausscheidung lediglich um reines Wasser. Stets fand ich, falls ich nicht zu kleine, eben ausgeschiedene Tröpfchen, sondern durch Abdampfung eingedicktes Exkret verwendete, verbrennliche und unverbrennliche Rückstände. Dies gilt unter anderem auch von den äußerst reichlichen, aber sehr inhaltarmen Flüssigkeiten von Caladium esculentum und Myriophyllum proserpinacoides. Auf ein Platinblech gebrachte Tropfen des Exkrets lassen nach vorsichtiger Erwärmung mindestens im Umkreis der verdampften Flüssigkeit eine Randspur zurück, die sich erst bräunt, dann schwärzt

und bei fortgesetztem Glühen einen deutlichen, vom rotglühenden Platinblech sich abhebenden Aschenrest zurückläßt.

Der Aschegehalt der ausgeschiedenen Flüssigkeit unterliegt, wie vergleichende zu verschiedenen Zeiten unternommene Glühproben zeigen, bei einem und demselben Blatt beträchtlichen Schwankungen. Die stärksten Belege auf dem Platinblech stellen sich, aus naheliegenden Gründen, nach mehrtägiger Unterdrückung der Ausscheidung ein.

Zusammenfassung. Der Rückstand, den man nach dem Eintrocknen der Guttationsflüssigkeit erhält, führt neben oft recht beträchtlichen Mengen organischer Substanz stets mineralische Beimengungen. Mögen diese im einzelnen Fall sehr gering und nach der Veraschung oft nur als zarter Anflug auf dem Platinblech sichtbar sein, so gewinnen doch die beseitigten Stoffmengen an Bedeutung, wenn man bedenkt, daß die Ausscheidung während der Ausbildung der Blätter besonders stark zu sein und auch nachher noch mehr oder weniger lange Zeit fort zu bestehen pflegt. In den Salzkrusten mancher Halophyten, den Kalkschülferchen, tritt die Ergiebigkeit direkt vor die Augen; daß man geneigt war, die Leistungsfähigkeit für die Exkretbeseitigung zu unterschätzen, erklärt sich zum Teil aus der Tatsache, daß zum Unterschied von jenen Pflanzen die ausgeschiedene Flüssigkeit samt den darin gelösten Stoffen entweder abtropft (bei bereiften Spreiten), sich über die Blattfläche verteilt oder durch die Blattnervenrinnen abfließt. Die etwa bleibenden Rückstände werden von Regen und Tau abgewaschen. In schroffem Gegensatze hierzu stehen die Pflanzen mit „Wasserkelchen“, in denen nicht nur die gelösten Stoffe, sondern auch deren Lösungswasser zurückgehalten werden, so daß die jungen Früchte geradezu in einem Wasserbade heranreifen.

Im Anschluß an die Wasserspalten und Wasserdrüsen sind die gleichfalls die Beseitigung von mineralischen Exkreten vermittelnden extrafloralen Nektarien zu erwähnen, die auch dann noch leistungsfähig sind, wenn die andern versagen. In dem süßen, Ameisen und anderen Tiere als Beute zufallenden Exkrete findet man nach Veraschung stets reichlich mineralische Rückstände.

VII. Die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Ausscheidungsfähigkeit unter besonderer Berücksichtigung ernährungsphysiologischer Verhältnisse.

In der Pflanzenasche sind neben den für Aufbau und Betrieb notwendigen Bestandteilen solche enthalten, die bedeutungslos geworden sind, nachdem sie ihre Aufgabe erfüllt haben und solche, die trotz ihrer Entbehrlichkeit aufgenommen worden sind. Es fragt sich nun, ob sich Beziehungen erkennen lassen zwischen Aschenmenge und Vorhandensein bzw. Fehlen von Exkretionsorganen. Übertrifft, wie man a priori zu erwarten geneigt ist, der Aschegehalt der nicht ausscheidenden Blätter tatsächlich den der mit reichlicher Ausscheidung, also derjenigen, die im stande sind, wertlose oder wertlos gewordene Stoffe zu entfernen?

Da der Aschegehalt der Blätter bei einer und derselben Art großen Schwankungen unterworfen ist, je nach dem Alter und der Beschaffenheit von Substrat und Standort, so ist es eine mißliche Sache, die Aschenmengen verschiedener Arten miteinander zu vergleichen. Um diesem Übelstand einigermaßen abzuhelfen, wurden zur Veraschung, wo nichts anderes bemerkt wird, nur voll ausgereifte, womöglich demselben Standorte entnommene Blätter verwendet. Selbstverständlich wurde nur sorgsam gesäubertes Material zur Veraschung benutzt. Da angesichts der bekannten großen Gehaltsunterschiede in den Blättern einer und derselben Art, eine größere Genauigkeit nicht zu erzielen ist, so wurde meist nur etwa 1 g des im Trockenschrank bei 100° getrockneten Materials zur Herstellung der Rohasche im Platintiegel benutzt. Von zusammengesetzten Blättern wurden bloß die Fiedern, bei ganz kleinen Pflanzen (z. B. Selaginella) die ganzen Sprosse verwendet. Der mittlere Aschegehalt von 165 einheimischen oder doch im Freien wachsenden Arten betrug 11,6 %. Die Gruppierung der Arten nach Prozenten der Trockensubstanz ergab folgende Zahlen:

Bis 5 %	(exkl.)	bei	12	Arten,	
zwischen 5 %	und	10 %	(exkl.)	bei	53 Arten,
„ 10 %	„	15 %	bei	70	Arten,
„ 15 %	„	20 %	„	18	„
„ 20 %	„	25 %	„	6	„
„ 25 %	„	30 %	„	6	„

Von dem im ganzen über 200 Rohaschebestimmungen, die ich ausgeführt habe, seien nur diejenigen besprochen, die für unsere Fragestellung von besonderem Interesse sind. Neben den eigenen Unter-

suchungsergebnissen wurden zur Ergänzung an einzelnen Stellen auch Angaben anderer herbeigezogen.

Mykorhizenpflanzen.

Schon in einer früheren Arbeit (Sinn der Mykorhizenbildung, pag. 634—661) ist auf die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Wasserdurchströmung, insbesondere des Vorkommens oder Fehlens der Ausscheidung aufmerksam gemacht worden. Damals wurde aber nur auf den Nutzen der Exkretion, nicht aber auf die mir damals unbekannten Nachteile der Exkretzurückhaltung Gewicht gelegt. Die inzwischen gemachten Erfahrungen gestatten es, die früheren Mitteilungen in mancher Hinsicht zu ergänzen.

Von obligat Mykotrophen, von denen manche bekanntlich nicht oder doch nur schwer in Kultur zu halten sind, war der Rohaschegehalt wie folgt:

Polygala amarella 4,1 %; Gentiana lutea 4,1 %; Botrychium lunaria 4,4 %; Pirola rotundifolia 4,4 %; P. secunda 4,5 %; Selaginella spinulosa 4,7 %; Corallorhiza innata (oberirdischer Teil) 5 %; Neottia nidus avis (ganze Pflanze) 5,2 %; Gentiana ciliata 5,5 %; Psilotum triquetrum 5,9 %; Neottia (junger Blütenstand) 6,0 %; Monotropa (dgl.) 6,1 %; Orchis pallens (ganze Pflanze) 6,4 %; Platanthera bifolia 7,0 %; Gentiana germanica 7,5 %; Goodyera repens 7,9 %.

Die Blätter und auch die ganzen Pflanzen der aufgezählten Arten zeichnen sich alle durch einen geringen Aschengehalt aus. Nur bei wenigen der später zu besprechenden Gewächse ist er geringer, bei der großen Mehrzahl beträchtlich größer als bei den erwähnten Mykotrophen, denen mit Ausnahme der Pirola-Arten Guttationsorgane fehlen. Da, wie wir später sehen werden, der Aschegehalt nicht ausscheidender Blätter autotropher Pflanzen in der Regel hoch zu sein pflegt, so könnte man seine geringe Höhe bei den obligat mykotrophen damit erklären, daß die tributären Pilze ihnen die Aufnahme von nicht dauernd gebrauchten Salzen zum Teil ersparen, während die Autotrophen letztere anhäufen müssen, falls sie dieselben nicht in gelöstem Zustande zu entfernen vermögen.

Parasiten.

Ganz beträchtliche Unterschiede im Aschegehalt ergab die Untersuchung einheimischer Parasiten. Die chlorphyllfreien Holoparasiten der Gattung Orobanche schließen sich in dieser Beziehung den Myko-

trophen an: O. alba Stev. 5,2%; O. Eryngii 5,4%; O. speciosa 6,1%; O. rubens 6,3%; O. caryophyllacea 7,4%; dgl. die nur spärlich chlorophyllführende Cuscuta europaea 5,9%. Anders das Verhalten der Arten mit Exkretion, selbst der chlorophyllfreien Lathraea squamaria. Für den Blütenstand ergaben sich allerdings nur 5,9%; für ein sorgfältig gereinigtes, noch junges Rhizomende, in dessen Schuppenhöhlen ausgeschiedener Kalk zurückgehalten wird, nicht weniger als 14,6%. Die Blätter der stark transpirierenden Rhinanthaceen lassen trotz reichlicher Guttation einen starken Aschengehalt zurück. Melampyrum sylvaticum 13,4, M. pratense 18,9, M. nemorosum 20,2, Euphrasia officinalis 17,7. Bei diesen Gewächsen geben die wohl hauptsächlich auf der Gegenwart von verkalkten Haaren und cystolithenartiger Bildungen beruhenden hohen Zahlen noch keine richtige Vorstellung der Salzmengen, die die Pflanze durchströmt haben, da vielleicht ein mehrfaches davon mit dem allnächtlich ausgeschiedenen salzreichen Guttationswasser entfernt werden mag. An Pflanzen, die vor Regen geschützt sind, lassen sich schon mit der Lupe zahlreiche Exkretkrümelchen erkennen. Im Gegensatz zu den Rhinanthaceen fehlen bei Viscum und Thesium Exkretionsorgane. Bei ersterem (einjährige Blätter 8,0%, dreijährige 14,6%) befremdet zunächst der in anbetracht der langen Lebensdauer nicht sehr hohe Aschegehalt. Verschiedenerlei Umstände mögen daran Schuld sein. Die wintergrünen Blätter haben dickwandige Zellen, dazu kommen das reichlich vorhandene Viscin, große Mengen von Stärke, also viel verbrennliche Stoffe, die den Prozentgehalt der Asche stark herabdrücken. Wolff (Aschenanalysen, pag. 146) und Reinsch[1]) geben an, daß der Parasit höhere Prozentsätze der wertvolleren Aschenbestandteile (K_2O, MgO, P_2O_5) enthält als die Wirtsplfanze, was entweder auf Auswahl bei der Entnahme oder Rückwanderung in die Nährpflanze beruhen kann, beides Vorgänge, die den mäßigen Aschengehalt verständlich machen. Anders als die trägwüchsige Mistel verhält sich das raschwüchsige Thesium montanum, dessen Blätter im Herbst sich als sehr aschenreich erwiesen und mit 21,6, 24,1, ja sogar 31,9% Rohasche, den höchsten Betrag der von mir veraschten Pflanzenteile erreichen.

Betrachten wir nun die autotrophen Pflanzen und die fakultativ mykotrophen Gewächse, also diejenigen, welche nicht so streng auf die

1) P. Reinsch, Beiträge zur chemischen Kenntnis der weißen Mistel. Erlangen 1860.

Beihilfe von Pilzen angewiesen zu sein scheinen, so fällt zunächst auf, daß unter den Pflanzen, deren Aschegehalt bis zu 5% heranreicht, einige Coniferen stehen: Abies pectinata (2,4%), Pinus montana (Kalkberge bei Jena) (2,7%), P. silvestris (4,0%), ferner Lycopodium complanatum (3,7%), L. clavatum (4,0%), Mahonia aquifolium (3,4%), die mit Ausnahme der Lycopodien alle Wurzelpilze führen und der Exkretionsorgane entbehren. Der so geringe Aschegehalt der genannten Coniferen — nur bei Picea excelsa betrug er in einjährigen Nadeln 7,9%, bei Larix europaea 8,1% — dürfte zum Teil auf Mykotrophie, zum Teil auf dem Reichtum verbrennbarer Stoffe — dicke Zellwände, Balsam und wie Vischer[1]) gezeigt hat, noch auf verschiedenen anderen Umständen beruhen. In welch hohem Grade der prozentische Aschegehalt durch stark verdickte Zellwände herabgedrückt wird, zeigen besonders die Cycadeen, deren Fiedern trotz des vielen Kalziumoxalats sehr niedrige Zahlen ergeben: Ceratozamia robusta (2,5%), Dioon edule (3,4%), Encephalartos horridus (3,8%), Cycas revoluta (4,3%).

Bei den Coniferen steigt der Aschegehalt mit dem Alter der Nadeln in ziemlich erheblichem Maße, falls die Pflanzen in kräftigem Boden wurzeln. Bei Pinus silvestris fand ich eine Zunahme von 3,1 % (einjährig) auf 5,5 % (dreijährig), bei Picea excelsa von 5,7 % (einjährig) auf 10,2 % (achtjährig). Eine auf Kalkboden bei Jena gewachsene Pinus montana ergab 1,6 % bei einjährigen, 2,6 % bei dreijährigen, 4,0 % Asche bei den ältesten, fünfjährigen Nadeln. Eine weit geringere Zunahme beobachtete ich bei einer auf armem Hochmoorboden im Schwarzwald gewachsenen Form derselben Sammelart: Einjährige Nadeln (1,0 %), dreijährige (1,25 %), vierjährige (1,4 %). Eine noch geringere Zunahme ergaben die Nadeln einer alten, auf Granitboden im Schwarzwald bei etwa 1000 m ü. d. M. gewachsenen Abies pectinata: einjährige Nadeln 2,4 %, zehnjährige 2,6 %. Bei auf kalkreichem Substrat bei Jena gewachsenen Tannen betrugen dagegen die Aschenmengen 5,2 % (einjährige), 6,3 % (vierjährige). Während an den obersten Ästen der eben gefällten Schwarzwaldtanne an den zehnjährigen Zweigen die meisten Nadeln noch völlig gesund aussahen, waren an den Jenaer Tannen nur die vierjährigen Triebe noch durchweg mit gesunden Nadeln besetzt. Die Lebensdauer der Nadeln ist auf dem nährkräftigen Kalkboden des Hügellandes weit kürzer als auf der Hoch-

1) W. Vischer, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Flora, Bd. CVIII, 1915.

ebene des Schwarzwaldes, was möglicherweise mit der verschieden starken Anhäufung von unverbrennlichen Stoffen zusammenhängen mag.

Der mittlere Aschegehalt der Blattspreiten von 41 Laubhölzern (Bäumen und Sträuchern) betrug 9,3 %. Von den laubwerfenden Arten zeigten niedrigen Gehalt Vitis vinifera (4,4), Ampelopsis Veitchii (5,3 %), A. radicantissima (6,9 %), die beiden Erlen Alnus incana (5,7 %), A. glutinosa (6,0 %), alles Gewächse mit starker Exkretion. Ihnen reihen sich einige derbblätterige Immergrüne ohne Exkretion an, bei denen durch dicke Zellhäute die Aschenprozente herabgedrückt werden: Rhododendron Cunninghami (4,9 %), Buxus sempervirens (5,5 %), Ilex aquifolium (5,9 %), Erica carnea (5,6 %), Calluna vulgaris (6,0 %).

Durch höchsten Aschegehalt zeichneten sich aus die an ihren Rändern ausscheidenden Spreiten von Ulmus montana (22,7 %) und Celtis australis (25,5 %), die alle anderen Laubhölzer stark übertreffen. Die Ausscheidung steht, worauf noch in einem anderen Abschnitt zurückzukommen sein wird, hier im Dienste der frühzeitigen Verkieselung. Bei Arten, die der Ulme am nächsten kommen, sind die rauhen Spreiten stark verkieselt bei Philadelphus latifolius (15,9 %), Cornus sanguinea (14,8 %). Ziemlich hohen Aschegehalt fand ich noch bei Evonymus europaeus (13,9 %), Salix alba (12,5 %), Populus pyramidalis (14,5 %), Caprifolium italicum (16,8 %), bei denen Verkieselung nicht scharf hervortritt.

Unter den krautigen Gewächsen, deren Blattspreiten im Mittel 5—10 % Asche ergaben, waren neben einigen bereits besprochenen Mykotrophen und Parasiten ohne Ausscheidung vorwiegend Arten mit reicher Exkretion: Digitalis purpurea (5,6 %), Poterium myriophyllum (6,9 %), Valeriana phu (7,7 %), Fragaria elatior (9,3 %).

Blätter mit Verkieselung oder Verkalkung von Zellhäuten treten, trotz reichlicher Exkretion, oft durch hohe Aschenprozente hervor. Equisetum silvaticum (19,2 %), E. hiemale (22,3 %), Helianthus annuus (24,9 %), Urtica dioica (17,2 %), Ecbalium elaterium (22,4 %).

Wo Inkrustationen fehlen oder doch sehr zurücktreten, findet sich, wie zu erwarten, ein hoher Aschegehalt besonders bei Blättern ohne Exkretion: Anthyllis vulneraria (29,8 %) und bei solchen salzreicher Böden. Lehrreich ist hier das Verhalten der Chenopodiaceen. Von den nicht oder höchstens spärlich ausscheidenden Arten ergaben Chenopodium urbicum 17,7 %, Ch. album 27,5 %, Atriplex hastata

27,7 %; das von ihnen durch reiche Guttation unterschiedene Ch. bonus Henricus dagegen bloß 13,2 % Aschegehalt.

Ein ganz auffallend hoher Aschegehalt wird durch Leclerc du Sablon[1]) für Ranunculus aquatilis angegeben: 28 %. An nicht inkrustierten, sorgfältig von Algenüberzügen gereinigten Blättern derselben in einen Teich auf Sandsteinunterlage gewachsenen Pflanzen fand ich dagegen nur 11,1 % Asche, eine Zahl die von dem mittleren Aschegehalt der von mir untersuchten Landpflanzen nur wenig abweicht. Die derberen Spreiten von demselben Standort entnommenen Potamogeton natans enthielten bloß 8,6 % Asche.

Unsere Erörterungen zeigen, daß die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Exkretionsfähigkeit recht verwickelter Art sind. Bei manchen Gewächsen mit reicher Ausscheidung (Digitalis purpurea 5,6 %) ist der Aschegehalt gering; bei anderen, die Kieselsäure (Equisetum hiemale 22,3 %) oder Kalk (Melampyrum nemorosum 20,2 %) zur Aussteifung von Zellhäuten verwenden oder Salze in saftreichem Parenchym ohne Schaden zu speichern vermögen, kann er ziemlich hoch (Fumaria officinalis 15,3 %), ja sehr beträchtlich sein (Cakile maritima 24,7 %).

Unter den nicht ausscheidenden Pflanzen finden sich sowohl aschenarme als aschenreiche Arten. Arm sind besonders die obligaten Mykotrophen (vgl. pag. 67). Verkieselung und Verkalkung von Zellhäuten treten bei ihnen zurück, feste intrazellulare Exkrete sind bei unseren einheimischen Arten aus der Familie der Orchideen nur in Gestalt der als Schutzmittel wirksamen Rhaphiden vorhanden. Die obligaten Mykotrophen scheinen eben ihren Pilzwirten nur das von Nährsalzen oder deren Verarbeitungsprodukten zu entnehmen, was sie für Aufbau, Betrieb und Bestehen benötigen.

Von nicht ausscheidenden Pflanzen mit hohem Aschegehalt sind zu nennen Trifolium rubens (16,9 %), Euphorbia lathyris (18,3 %), Chenopodium album (27,5 %), Anthyllis vulneraria (29,8 %) und worauf schon früher hingewiesen wurde, Thesium montanum, wo einmal bis 31,9 % Rohasche gefunden wurden.

Beziehungen zwischen Aschegehalt und Exkretionsfähigkeit lassen sich also in manchen Fällen erkennen; in anderen, deren Diskussion zu weit führen und überdies verfrüht sein würde, da zu vielerlei Un-

---

1) Leclerc du Sablon, Sur la signification du dégagement de la vapeur d'eau par les plantes. Revue générale de Botanique 1909, T. XXI, pag. 301.

bekanntes hineinspielt, versagen vor der Hand die Erklärungsversuche. Auch in den hier behandelten Fällen konnten zum größten Teil nur Vermutungen ausgesprochen werden, die vielleicht zu weiteren Untersuchungen anregen können.

Zusammenfassung. Zwischen dem Aschegehalt der Pflanzen und ihrer Exkretionsfähigkeit lassen sich in manchen Fällen deutliche Beziehungen erkennen, in anderen hingegen ist vorläufig eine Erklärung nicht möglich. Man wird von vornherein zu der Annahme neigen, daß einerseits Pflanzen, die durch mehr oder weniger starke Ausscheidung einen großen Teil der nicht verwertbaren Mineralstoffe nach außen befördern, ziemlich aschenarm sein werden, und andererseits bei Gewächsen, die sich auf diese Weise nicht von Exkreten befreien können, einen beträchtlichen Aschenrückstand erwarten. Diese Überlegung trifft auch im allgemeinen zu, wenn man die ernährungsphysiologischen Verhältnisse und anatomischen Besonderheiten gebührend berücksichtigt.

So ist der Aschegehalt bei reich ausscheidenden, autotrophen Pflanzen im allgemeinen gering, wenn nicht, wie das z. B. bei Equisetum (Kieselsäure) oder bei manchen Rhinanthaceen (Kalk) der Fall ist, erhebliche Mengen von Exkretstoffen zur Festigung der Membranen zurückgehalten oder, wie es für Fumaria und Cakile zutrifft, erhebliche Salzmengen in dem saftreichen Gewebe zurückgehalten werden.

Da von nicht ausscheidenden Pflanzen vornehmlich die obligaten Mykotrophen einen sehr geringen Aschenrückstand aufweisen, und bei ihnen Verkalkung und Verkieselung der Membranen sowohl als auch geformte Exkrete im Zellinneren stark zurücktreten, so wird man annehmen dürfen, daß diese Gewächse ihren Wurzelpilzen fast nur die Verbindungen entnehmen, die für Stoffwechsel, Wachstum und Erhaltung unbedingt erforderlich sind.

Pflanzen, die ganz oder doch in der Hauptsache ernährungsphysiologisch selbständig sind und denen die Exkretionsfähigkeit abgeht, hinterlassen im allgemeinen ziemlich viel Asche: Chenopodium album, Anthyllis vulneraria.

VIII. Über Verbreitung, Kristallform und Verteilung des Kalziumoxalats in ihrer Beziehung zur Ausscheidung.

Nachdem wir die Beziehungen zwischen Aschengehalt und Ausscheidung behandelt haben, wenden wir uns nunmehr zu der Betrachtung

des Zusammenhangs zwischen Exkretion und dem Vorkommen geformter, also in ihrem Einbettungsmedium unlöslicher Exkrete, wobei wir uns auf das Kalziumoxalat, das als Ausgangspunkt dieser Arbeit diente, beschränken.

Bei der großen Mehrzahl der Gefäßpflanzen kommt dieses Salz in verschiedener Gestalt und Verteilung in den Geweben vor. Für ganze Familien, die allerdings nicht sehr zahlreich sind, wird seine Abwesenheit als charakteristisches Merkmal hervorgehoben (vgl. Solereder, l. c. Ergänzungsband, pag. 346); innerhalb gewisser Familien kommt es nicht allen Arten bzw. Gattungen zu. Wodurch sind nun diese Unterschiede bedingt? Neben anderen Ursachen, Stoffwechselfragen, die wir auf sich . beruhen lassen, spielen Gegenwart oder Fehlen von Ausscheidungsorganen eine hervorragende, aber nicht entscheidende Rolle. Bei reichlich ausscheidenden Pflanzen können, aber brauchen Kristalle nicht zu fehlen, während andererseits nicht ausscheidende Pflanzen in der Regel, aber auch nicht ausnahmslos, Oxalatkristalle führen.

Kohl (l. c. pag. 65 u. ff.) hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß bei Moosen und Gefäßkryptogamen im Gegensatz zu den Phanerogamen das Kalziumoxalat sehr zurücktritt. Bei Leber- und Laubmoosen ist es bis jetzt nicht nachgewiesen worden. Sein Fehlen bei den Gametophyten wird verständlich, wenn man bedenkt, daß bei ihnen an Blättern und Axen keine für Wasser schwer durchlässige Cuticula vorkommt; aber auch in den Sporophyten der Laubmoose, wo man es am ehesten zu finden erwarten könnte, fehlt es. Auch die Pteridophyten sind in der Mehrzahl davon frei. Oxalatkristalle fehlen bei den Equiseten und Selaginellen, bei Psilotum triquetrum; in geringen Mengen trifft man sie bei den Lycopodien.

Kohls Annahme, es bekunde sich in dem Zurücktreten des Kalkoxalats bei diesen Gewächsen, wie auch in anderen Dingen eine Ausnahmestellung gegenüber den Phanerogamen, ist jedoch keinewegs berechtigt; gibt es doch auch unter diesen ganze Familien, in denen dieses Salz niemals auftritt, außerdem solche, wo es nur von wenigen Formen bekannt ist. Der Grund des Fehlens oder Zurücktretens wird dem Verständnis näher gerückt durch die vergleichende Betrachtung der übrigen Eigenschaften dieser Pflanzen. Die kristallfreien Pteridophyten sind mit wenigen Ausnahmen durch reichliche Ausscheidung von Salzen ausgezeichnet.

Die Equiseten sind schon an anderer Stelle ausführlich besprochen worden. Bei ihnen läßt sich, wie auch bei manchen anderen Ge-

wächsen (Cruciferen, Fumariaceen, Boragineen usw.) die Bildung von Kalziumoxalat nicht künstlich hervorrufen. Bei erzwungener Aufnahme von Kalksalzen durch abgeschnittene Halme, wird das Kalzium in löslichen Verbindungen ausgeschieden, die sich in dem Exkret nachweisen lassen.

Die von Kalziumoxalat freien Selaginellen besitzen, wie Seyd[1]) gezeigt hat, in der Ligula ein Organ, das sowohl bei der Aufnahme von Nährsalzen, wie auch bei der Ausscheidung tätig ist. Ob die Lycopodien Exkretionsorgane besitzen, bedarf noch näherer Untersuchung.

Die Farne, die in der Mehrzahl frei von Kalkoxalat sind, zeigen verschiedenartige Ausscheidungswerkzeuge. Am verbreitesten sind wohl die als „Wassergruben“ bezeichneten, sowohl von rezenten als fossilen Arten bekannten Organe[2]), die an der Blattoberseite als zartwandige, spaltöffnungsfreie, über Gefäßbündelendigungen liegende Stellen der Oberhaut (z. B. bei Polypodium aureum, P. vulgare) angebracht sind. Bei Pteris serrulata fehlen diese Wassergruben; dafür treten an Blattstiel und Fiedern zahlreiche Wasserdrüsen auf. Pteris aquilina ist der einzige einheimische Farn mit extrafloralen Nektarien, die fleißig von Ameisen besucht werden; außerdem sind wahrscheinlich als Wasserdrüsen wirksame Haare vorhanden, während Wassergrübchen auf den Spreiten zu fehlen scheinen.

Die Exkretionsorgane sind also bei den Farnen recht mannigfaltig, und es wäre eine lohnende Aufgabe ihre Verteilung unter biologischen Gesichtspunkten vergleichend zu erforschen. In bemerkenswertem Gegensatz zu unseren übrigen Farnen stehen Ophioglossum vulgatum und Botrychium lunaria, von denen keinerlei Ausscheidungsorgane bekannt sind. Erstere sind autotroph, Wurzelverpilzung fehlt bei ihnen stets (Stahl, Mykorhiza, pag. 568 u. 641); letztere sind dagegen mykotroph und werden als solche im Nährsalzerwerb durch Pilze unterstützt.

Die Seltenheit des Kalziumoxalats bei autotrophen Farnen läßt sich aus der weiten Verbreitung von Exkretionsorganen verstehen. Auch in dünnen Blättern braucht das Kalzium nicht als Oxalat unschädlich gemacht zu werden, da es, wie leicht nachzuweisen ist, in großen Mengen ausgeschieden werden kann. Ophioglossum und Botrychium, die, trotzdem ihnen Exkretion abgeht, oxalatfrei sind, teilen

---

1) Seyd, W., Zur Biologie von Selaginella. Diss., Jena 1910, pag. 32.

2) Vgl. O. Spanjer, Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen. Botanische Zeitung 1898, Bd. LVI. Hier auch die ältere Literatur.

dieses Merkmal mit manchen anderen nicht ausscheidenden Mykotrophen.

Von Monokotylen sind die Cyperaceen und auch die große Mehrzahl der Gramineen als oxalatfreie Pflanzen bekannt, alles Formen mit reicher Ausscheidung, in der oft schon in kleinen Tropfen Kalzium, Kalium usw. nachweisbar sind. Bei unterdrückter Ausscheidung, wie auch bei Ernährung von Blattstücken mit Kalksalzen, ließ sich bei den normaliter oxalatfreien Arten die Bildung der Kristalle nicht erzwingen.

Bei den Panicoideen Oplismenus imbecillis, Panicum plicatum, ferner bei einer breitblätterigen Bambusee aus der Gattung Phyllostachys, die[1]) unter normalen Umständen Kristalle führen, fand ich dagegen bei erzwungener Aufnahme von Kalziumnitrat durch die Blätter selbst, abweichend von Benecke (l. c. pag. 97), der seine Versuche mit bewurzelten Stecklingen ausgeführt hat, eine ganz erhebliche Anreicherung an Kalkoxalat.

Rhaphiden, die, wie bekannt, sehr frühzeitig ausgebildet werden und in den fertigen Geweben weder an Größe noch an Zahl zunehmen, finden sich unter den Dikotylen ganz vorwiegend bei ausscheidenden Arten. Von einjährigen Gewächsen, die ihren Salzbedarf nicht aus größeren Vorräten decken können, sondern ihn gewissermaßen von Tag zu Tag erwerben müssen, sind mir nur solche bekannt, die durch sehr starke Exkretionsfähigkeit ausgezeichnet sind (Impatiens, Balsamina, Galium, Onagraceen). In den Samen ist zwar ein Kalziumvorrat gespeichert, der es den Keimlingen ermöglicht zur Rhaphidenbildung zu schreiten, auch wenn sie, auf mit destilliertem Wasser befeuchtetem Filtrierpapier keimend, nicht in der Lage sind, Kalzium von außen aufzunehmen (z. B. Impatiens glanduligera, Godetia Lindleyana, Asperula arvensis). Ob unter diesen Umständen die Rhaphidenerzeugung geringer ausfällt als bei ermöglichter Aufnahme von Kalzium aus dem Substrat, habe ich nicht festzustellen versucht. Unter normalen Umständen sichert die reichliche Guttation den Erwerb des bei diesen raschwüchsigen, nadelreichen Gewächsen erforderlichen Kalziums.

Weniger streng als bei den Dikotylen sind Rhaphidenbildung und Exkretion bei den Monokotylen aneinander geknüpft. Neben solchen, die durch reiche Ausscheidung bekannt sind (Colocasia und andere

---

1) Monteverde, N., Über die Ablagerung von Kalzium- und Magnesiumoxalat in der Pflanze. St. Petersburg 1889. Nach Bot. Jahresbericht 1890.

Araceen) gibt es zahlreiche Arten ohne Exkretion. Insbesondere sind es Knollen- und Zwiebelgewächse, deren im Freien stets mehr oder weniger verpilzte Wurzeln auf Abhängigkeit von Pilzen hinweisen. Wir erinnern an die Knollen-Orchideen, an die Liliaceen und Amaryllideen. Daß der zur Herstellung der Rhaphiden erforderliche, übrigens recht geringe Kalziumbedarf auch bei diesen, zum größten Teil nicht ausscheidenden und durch geringe Transpiration sich auszeichnenden Gewächsen eher als bei raschwüchsigen, insbesondere einjährigen Pflanzen gedeckt werden kann, läßt sich verstehen aus dem starken Speicherungsvermögen der Knollen und Zwiebeln, deren unterirdische Tätigkeit viel länger andauert als diejenige der kurzlebigen oberirdischen Teile.

Nach der Betrachtung der Rhaphiden, die, im Dienst des Schutzes stehend, eine ganz besondere Stellung einnehmen, wenden wir uns den in mannigfaltigen Gestalten auftretenden anderen Kristallen zu, die fast immer nur als nutzlose Exkrete zu bewerten sein dürften.

Solche finden sich bei der großen Mehrzahl der Dikotylen. Ihr Fehlen bei manchen nicht ausscheidenden Parasiten (Orobanche) und obligat Mykotrophen (Monotropa) erklärt sich, wie schon erwähnt, aus deren vollständigen Abhängigkeit im Erwerb aller Nährstoffe von den ausgebeuteten Wirtspflanzen, denen der Schmarotzer nur das unbedingt Erforderliche zu entnehmen braucht, so daß, wie der geringe Aschegehalt (vgl. pag. 67) zeigt, Ballaststoffe sehr zurücktreten. Unter den grünen Parasiten sind die oxalatfreien Rhinanthaceen durch starke Ausscheidung kalziumreicher Exkrete ausgezeichnet, während das nicht ausscheidende Viscum sehr viel Oxalat enthält und, wie wir gesehen haben (pag. 11), ein sehr günstiges Objekt abgibt für die Entstehung des Salzes bei künstlicher Zufuhr verschiedener Kalziumverbindungen.

Abweichend von Viscum verhält sich das gleichfalls nicht ausscheidende, durch hohen Aschegehalt (bis 31,9%) hervorragende Thesium montanum, dem Kristalle fehlen, das aber starke Membranverkieselung aufweist. Ob der Kristallmangel darauf beruht, daß das Kalzium in löslichen Verbindungen gespeichert wird oder sich aus dem Verhalten seiner Wirte (Gräser und krautige Dikotylen mit Exkretion) erklärt, verdient nähere Untersuchung.

Von autotrophen Dikotylen sind unter anderen als frei von Kalkoxalat bekannt, sämtliche Cruciferen, Fumariaceen, Valerianeen, Campanulaceen, Primulaceen, Plantagineen, alles Pflanzen mit starker Exkretion.

Die Fähigkeit, den überschüssigen Kalk und andere Salze aus dem Körper herausschaffen zu können und so einer die Lebensprozesse beeinträchtigenden Anhäufung von Exkreten entgegenzuwirken, dürfte nicht nur im individuellen Leben von Bedeutung sein, sondern auch bei der spezifischen Ausbildung der Vegetationsorgane, insbesondere der Blätter einen vielleicht weitgehenden Einfluß ausgeübt haben. Mancherlei Eigentümlichkeiten der äußeren Gestaltung und des inneren Baues der Blattspreiten sind ja mit dem Vorhandensein oder Fehlen von Ausscheidung verknüpft. Ich erinnere hier an die verbreitete Ganzrandigkeit der Leguminosenblätter, die mit dem Fehlen der Wasserspalten in Korrelation stehen dürfte, an die im Gegensatz hierzu kerbig gezähnten Blatträndern der Rosaceen mit ihren an den Zahnenden angebrachten Wasserspaltenapparaten.

Voraussetzung für die Abwicklung einer regelmäßigen Absonderungstätigkeit, insbesondere der Wasserspalten, ist ein hoher Wassergehalt der Organe. Bei niederen krautigen Gewächsen mit dem fast stets vorhandenen oder doch nach Herabsetzung der Transpiration rasch sich einstellenden positiven Wurzeldruck, ist die Ausscheidungsmöglichkeit fast jede Nacht gegeben. Anders liegt es bei den Holzgewächsen, in deren Gefäßen er zur Zeit der kräftigsten Ernährung oft genug negativ zu sein pflegt. So ist es wohl auch zu verstehen, daß den Holzgewächsen, mit Ausnahme der an ein stets feuchtes Substrat gebundenen, Wasserspalten meist fehlen. Bei manchen (Populus tremula) sind sie nur in der Jugend vorhanden; im Alter, an den Zitterblättern, treten dafür an besonderen Orten extraflorale Nektarien auf. Die Mehrzahl der Bäume — alle Coniferen, die Buchen, Eichen, Ahorne usw. — muß also die Exkrete während der Höhe der Blattätigkeit zurückhalten, wobei allerdings eine teilweise Abfuhr aus den Blättern in den Stamm vor sich gehen kann. Vor dem Abfall der Blätter werden nicht verwendbare Stoffe — insbesondere Kalzium und Kieselsäure — in die vergilbenden Blätter geführt und so eine Entlastung des Organismus von unnützen Stoffen erreicht[1]). Eine große Menge Kalzium wird bei sehr vielen Pflanzen und soviel ich zu übersehen vermag, bei allen Holzgewächsen als Oxalat in den verschiedensten Teilen festgelegt und so dem Stoffwechsel entzogen. Dies bedeutet eine Entlastung der Pflanze von einem Stoff, der in den meisten Fällen „den hervorragendsten Anteil an der Zusammensetzung der Asche von voll-

1) Vgl. Swart, N., Die Stoffverwendung in ablebenden Blättern. Jena 1914.

entwickelten Blättern nimmt“ [1]), und der z. B. beim Apfelbaum 53 %, bei der Edeltanne sogar 66,5% der Reinasche ausmachen kann. Es wäre nun denkbar, daß Bäume ohne die Fähigkeit, das Kalzium durch Bindung an Oxalsäure dem Stoffwechsel zu entziehen, nicht lebensfähig wären, da es zu einer nicht ertragbaren Anhäufung von löslichen Salzen käme und eine Entsalzung durch Wasserspalten oder Wasserdrüsen nicht, wie dies bei Kräutern der Fall ist, regelmäßig ausgeführt werden könnte. Nach Molisch [2]) können zwar mancherlei Dikotylenbäume das Kalzium auch als Karbonat ablagern, nämlich im Kernholz oder in anderen toten Teilen, wo es die Gefäße und Zellhöhlungen meist vollständig ausfüllt. Für jüngere Pflanzenteile dürfte diese Ablagerungsmöglichkeit kaum in Betracht kommen; außerdem ist zu bemerken, daß die von Molisch erwähnten Bäume alle das Kalzium an Oxalsäure zu binden vermögen.

Auf Grund der obigen Erwägungen wird es verständlich, daß in den Formenkreisen, wo die Fähigkeit, das Kalzium als Oxalat festzulegen fehlt und die Gesundheit der Blätter an Exkretion gebunden scheint, es nur ausnahmsweise zur Entstehung von echten Holzgewächsen gekommen ist. Solche fehlen bei den Familien der Cruciferen, Papaveraceen, Campanulaceen, Valerianeen, Dipsaceen. Bei den Ranunculaceen sind die Kristalle nicht häufig; unter anderen fehlen sie bei den von mir untersuchten Clematis-Arten in den verholzten Stengeln, deren Blätter allerdings mit leistungsfähigen Wasserspalten versehen sind. Letztere finden sich auch bei Philadelphus und Deutzia, denen die Kristalle fehlen. Große langlebige Bäume ohne Kalziumoxalat sind mir nicht bekannt. Nicht gefunden habe ich dieses Salz bei Cytisus laburnum und Sarothamnus scoparius, von denen mir Exkretionsorgane nicht bekannt sind. Auf diese Ausnahmen wird später (Abschnitt Variationsbewegungen) nochmals zurückzukommen sein. Von anderen Familien, die sowohl Gehölze als Kräuter enthalten, sind die Rosaceen alle, die Leguminosen mit wenigen Ausnahmen befähigt, das Kalzium an Oxalsäure zu binden. Weitere Untersuchungen, die die Verarbeitung eines umfassenden Materials erfordern, müssen zeigen, innerhalb welcher Grenzen die hier ausgesprochene Vermutung den Tatsachen entspricht.

Die Fähigkeit, mineralische Exkrete auszuscheiden, findet sich nicht bloß bei kristallfreien Pflanzen, sondern auch bei solchen, die

---

1) Czapek, Fr., Biochemie der Pflanzen, Bd. II, pag. 793.
2) Molisch, H., Mikrochemie der Pflanzen, pag. 49.

Kalkoxalat, manchmal sogar in erheblichen Mengen, in den Blättern speichern. Es sind dies nicht nur Rhaphiden führende Pflanzen (z. B. Galium-Arten, Onagraceen, Balsamineen), sondern auch solche, die Kalziumoxalat in anderer Gestalt enthalten (Urtica, Rumex, Fragaria, Poterium, Malva und viele andere). In dem Wasserspalten- oder Wasserdrüsenexkret sind hier, wie bei den kristallfreien Blättern, Kalzium, Kalium usw. fast stets, manchmal in erheblichen Mengen vorhanden, woraus zu folgern ist, daß auch bei diesen Gewächsen der Aschegehalt durch Exkretion wesentlich herabgedrückt wird. Die Beziehungen zwischen Kristallgegenwart und Ausscheidungsmöglichkeit sind ziemlich verwickelter Art und zum Teil wohl auf Grund einer genaueren Kenntnis anderer Eigenschaften zu verstehen. Bei der großen Mehrzahl der Papilionaceen kommt Kalkoxalat in großen Mengen, meist in Gestalt von Einzelkristallen, vor; das Fehlen dieses Salzes wird nur von wenigen Formen angegeben. Alle Trifolieen führen nach Solereder Kristalle mit Ausnahme einer einzigen Art Parochetus communis Hamilt. Bei dieser hygrophilen, durch das Aussehen ihrer Blätter an unseren Sauerklee erinnernden Pflanze, deren fadenförmige Stengel die feuchten Moospolster tropischer Gebirgswälder durchkriecht, schaffen randständige Wasserdrüsen allnächtlich Kalzium enthaltende Tropfen aus den zarten Spreiten. Hier sind also Kristallmangel und reiche Ausscheidung miteinander verbunden. Bei unseren einheimischen hygrophilen, aber an freien Standorten wachsenden Tetragonolobus siliquosus und Trifolium spadiceum fehlen Exkretionsorgane an den reichlich Kalkoxalat führenden Blättern.

Bei anderen Papilionaceen besteht nicht der bei Parochetus festgestellte Zusammenhang: Kristalle treten bei mit Wasserdrüsen versehenen Arten bald spärlicher (Vicia faba), bald zahlreicher auf am Stengel und längs der Blattnerven (V. sepium, V. tenuifolia, Lathyrus vernus, L. odoratus, Phaseolus multiflorus).

Merkwürdigerweise fehlen andererseits Kristalle in den Spreiten mancher Papilionaceen, von denen Exkretionsorgane bis jetzt nicht bekannt geworden sind: Sarothamnus scoparius, Colutea arborescens, Amicia zygomeris, Lupinus luteus, Pisum sativum. Eingehendere Untersuchungen werden zu entscheiden haben, wie das Verhalten der genannten Pflanzen zu verstehen ist. Möglicherweise kommen hier, neben der Unfähigkeit Oxalsäure zu bilden, ein größeres Speicherungsvermögen leicht löslicher Kalksalze oder auch Eigentümlichkeiten der Wurzeltätigkeit in Betracht.

Unter den Pflanzen, denen Kalkoxalat fehlt oder bei denen es nur in Gestalt von Rhaphiden vorhanden ist, sind nicht wenige, die durch die Gegenwart von Milchröhren, Milchsaftgefäßen, Saftschläuchen gekennzeichnet sind. Es stellt sich also die Frage, ob nicht das Fehlen des kristallisierten Kalksalzes mit der Gegenwart und den Leistungen jener inhaltsreichen, die betreffenden Pflanzen durchziehenden Schläuchen in Beziehung zu bringen sei.

Bei vergleichenden Beobachtungen über Ergiebigkeit der Ausscheidung bei verschiedenen Pflanzen war es mir aufgefallen, daß bei manchen Gewächsen mit sehr reicher Guttation besondere „Exkretbehälter“ fehlen (Equiseten, Gräser, Cyperaceen, Alchemilla, Fragaria), während sie dagegen oft mächtig ausgebildet sind bei Pflanzen ohne Guttation (Euphorbia, Asclepias, Liliaceen, Amaryllidaceen), die dafür aus Wunden große Tropfen innerer Sekrete ausfließen lassen.

Sehr auffällig ist in dieser Beziehung das voneinander abweichende Verhalten von Pilularia und Marsilia. Bei der ersten Pflanze treten auch bei Tag, schon kurze Zeit nach Bedeckung mit einer Glasglocke, Tropfen aus den Blattenden hervor, während bei Marsilia quadrifolia, auch wenn sie über Nacht in dampfgesättigtem Raum gehalten und mit warmem Wasser begossen wird, am folgenden Morgen höchstens spärliche Tröpfchen an dem oberen Rande der Foliola wahrzunehmen sind. Nach Kalziumoxalat habe ich in den Spreiten beider Arten vergebens gesucht. Nahe liegt hier die Annahme, daß die reichlich ausscheidende Pilularia die Exkrete nach außen befördert, während die nur spärlich ausscheidende Marsilia sie in besonderen Behältern zu speichern vermag. Šadebeck (Die Gefäßkryptogamen in Schenk's Handbuch der Botanik 1879), der für die Stengel und Blattstiele von Marsilia in der Innenrinde längsverlaufende Gerbstoff führende Zellenzüge angibt, sagt zwar, daß der innere Bau von Pilularia davon kaum zu unterscheiden sei. Die bei Marsilia sehr auffallenden Schläuche treten, falls sie überhaupt bei Pilularia vorhanden sind, mindestens sehr zurück. Wie dem auch sein mag, das Verhalten beiderlei Gewächse in ihrer Exkretion ist jedenfalls sehr verschieden. Bei der durch starke Guttation ausgezeichneten Pilularia tritt aus durchschnittenen Blättern und Stengeln so gut wie kein Saft hervor, während die nur unter besonders günstigen Bedingungen und dann auch nur spärlicher ausscheidende Marsilia rasch anschwellende Tropfen hervortreten läßt, in denen Kalium, Kalzium, Chloride, Sulfate, ja sogar Phosphate nachzuweisen sind.

Beide Gewächse sind hygrophil. Marsilia quadrifolia und Pilularia globulifera treten miteinander vergesellschaftet auf in und am Rande von Pfützen, z. B. im mittleren Rheintal auf dem überreich gedüngten Boden von Gänse- und Schweineweiden. Im Überschuß aufgenommenen Mineralstoffen gegenüber verhalten sich beide Pflanzen wenigstens graduell verschieden: bei Pilularia tritt äußere, bei Marsilia innere Exkretion in den Vordergrund.

Wenn nun schon das Verhalten dieser Pflanzen auf das Vikarieren von äußerer und innerer Exkretion als lohnenden Gegenstand vergleichender Untersuchungen hinwies, so wurde die Fragestellung noch stärker zugespitzt, als sich zeigte, daß solche Liliaceen, Amaryllideen, denen äußere Exkretion abgeht und die neben den, eine besondere Stellung einnehmenden Rhaphiden kein Kalziumoxalat enthalten, in dem aus Schnittwunden reichlich hervorquellenden schleimigen Saft der Saftschläuche, außer dem in Gestalt von Nadeln ausgefällten Kalksalz, große Mengen von gelösten Kalziumverbindungen enthalten Hier, wo also außer den sehr frühzeitig entstehenden Rhaphiden Kalziumoxalat nicht mehr gebildet wird, bleibt das überschüssige Kalzium in dem schleimreichen Inhalt von Exkretbehältern gelöst, was eine unter Umständen wichtige Entlastung der übrigen Gewebe bedeuten mag. Es lag nahe anzunehmen, daß das, was bezüglich des Verhaltens des Kalziums ohne weiteres in die Augen springt, auch von anderen im Überschuß aufgenommenen Stoffen gelten wird.

Auf meine Veranlassung hat Herr H. Ziegenspeck die schon so oft behandelte Frage nach der Bedeutung verschiedenartiger Exkretbehälter (Milchröhren, Milchsaftgefäße, Saftschläuche u. a. m.) wieder aufgenommen. In seiner noch nicht veröffentlichten Dissertation: Über die Funktionen von Milchsäften und Schleimen von Pflanzen wird gezeigt, daß jene Behälter sowohl der vorübergehenden Aufnahme als der dauernden Beseitigung überschüssiger Stoffe dienstbar sind, wobei beträchtliche Unterschiede zwischen den Pflanzen mit und solchen ohne Guttation zutage treten. Das Verhalten beiderlei Gewächse gegenüber dem Kalzium hat Herr Dr. Albin Onken untersucht und hierbei gefunden, daß bei der Mehrzahl der mit Milchröhren, Schleimbehältern ausgestatteten Pflanzen das Kalziumoxalat fehlt oder doch mehr oder weniger zurücktritt. Der Kalküberschuß kann bei ihnen in jenen Behältern Aufnahme finden oder zum Teil wenigstens mit dem Hydathodenwasser ausgeschieden oder auch als Karbonat abgelagert werden. Diese drei Arten der Kalkbeseitigung schließen sich also gegenseitig nicht aus.

Die Annahme von Gardiner (l. c. pag. 44), der schon auf die Beziehungen zwischen Exkretion nach außen und innen aufmerksam gemacht hat, daß nämlich der eine Modus den anderen ausschließe, trifft, wie wir noch des weiteren sehen werden, zwar in manchen Fällen, aber bei weitem nicht überall zu, insbesondere auch nicht für die von ihm angeführte Urtica. Diese Pflanze besitzt Wasserdrüsen und Wasserspalten; daneben speichert sie Kalziumoxalat in Drusengestalt und führt außerdem innere Exkretbehälter von noch umstrittenem Bau.

Verbreitung der verschiedenen Formen des Kalziumoxalats.

Die sehr verschieden gestalteten Kristalle des Kalziumoxalats, die, wie bekannt, entweder dem tetragonalen oder dem monoklinen System angehören, sind derart über das Pflanzenreich verteilt, daß gewisse Gestaltungen und Gruppierungen für bestimmte Gewächse, ja für ganze Familien, oft unter Ausschluß anderer, charakteristisch sind [1]). Bei meinen Untersuchungen konnte mir nicht entgehen, daß in manchen Fällen sich Beziehungen erkennen lassen zwischen den verschiedenen Arten des Auftretens als Kristallsand, Drusen oder Einzelkristallen einerseits und der Beschaffenheit des Bodens, sowie den Pflanzen bezüglich dem Fehlen oder Vorhandensein von Exkretionsorganen andererseits. Angesichts der Verwickelung dieser Fragen und der Ausdehnung dieses Gebiets könnendie nachfolgenden Mitteilungen, trotz ihrer Lücken, vielleicht doch zu weiteren Forschungen anregen.

1. Kristallsand, der aus sehr zahlreichen kleinen Kristallen besteht, die in großer Zahl besondere Zellen ausfüllen, findet sich vorwiegend bei Pflanzen nährkräftiger Böden. So verhält es sich wenigstens bei manchen Gewächsen, deren Standortsbeschaffenheit mir genau bekannt ist. Die einzigen einheimischen baumartigen Holzgewächse, die mit Ausschluß anderer Kristalle bloß „Kristallsand“ enthalten, sind die Arten der Gattung Sambucus. S. nigra bewohnt von allen unseren Holzgewächsen die salzreichsten Böden. Dieser typische „Ruderalbaum“ gedeiht in unseren Dörfern dicht neben den Jauchegruben, in deren Nähe andere Bäume zu kränkeln und abzusterben pflegen. Neben der auch anderen Ruderalpflanzen eigenen Fähigkeit, größere Salzmengen ohne Schaden zu ertragen, mag die Gegenwart leistungsfähiger Wasserspalten nicht unwesentlich sein, durch welche im Überschuß aufgenommene Salze beseitigt werden können.

---

1) Vgl. Kohl, Fr., Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze 1889. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Ergänzungsband 1908, pag. 346 u. ff.

Ein weiteres bekanntes Beispiel für das Vorkommen von Kristallsand bei Bäumen sind die nur auf kräftigem Boden gedeihenden Cinchona-Arten, die allerdings nach Solereder auch Drusen enthalten sollen, die ich aber bei C. succirubra und C. Ledgeriana in den Blättern vergebens gesucht habe.

Bei den an die Nährkraft des Bodens meist große Ansprüche stellenden Solanaceen wird Kristallsand als charakteristisch für 12 Gattungen angegeben[1]); allein vorhanden ist er bei der Kartoffel, dem Tabak, der Tomate, der Tollkirsche. In anderer Gestalt tritt er allerdings auf bei den als „Nitratpflanzen“ bekannten Stechapfel (Drusen) und Bilsenkraut (Einzelkristalle).

Nicht zu vergessen sind hier die an salzreiche Böden gebundenen Chenopodiaceen und Amarantaceen, bei denen der Sand bald allein (Celosia), bald mit Drusen vereint, auftritt.

2. Kristalldrusen, die ja auch sonst sehr verbreitet sind, finden sich gleichfalls oft mit Ausschluß anderer Formen bei Gewächsen salzreicher Substrate: Chenopodiaceen, Polygonaceen, Caryophyllaceen. Wo bei ausscheidenden Pflanzen Kristalle auftreten, dürften einfache Kristalle seltener als Drusen sein. Letzteres trifft zu bei vielen Rosaceen (Fragaria, Poterium), Oxalis acetosella, Rumex, Rheum, Polygonum, Caryophylleen, Stellaria media, Moehringia trinervia, Malva, Althaea, Mercurialis, Cannabis, Humulus und viele andere. Von besonderem Interesse wäre das Studium der Exkretionsverhältnisse in der Gattung Rubus (vgl. Solereder, pag. 344), wo die Arten einer Sektion nur einfache Kristalle oder Drusen aus wenigen Kristallindividuen besitzen, während in anderen Sektionen nur Drusen vorkommen. Beispiele von nicht ausscheidenden Pflanzen, die das Kalksalz meist bloß in Gestalt von Drusen enthalten, sind Viscum, die Kakteen; solche, bei denen Einzelkristalle selten sind, Dianthus caryophyllus, der nur in der Jugend ausscheidet.

Die krautigen Papilionaceen sind im Gegensatz zu der großen Mehrzahl der anderen, namentlich der stark transpirierenden Kräuter, im allgemeinen durch schwache oder fehlende (?) Guttation ausgezeichnet. Wasserspalten sind von den Leguminosen überhaupt nicht bekannt; stark ausscheidende Wasserdrüsen finden sich zunächst verbreitet bei Papilionaceen ohne oder doch mit frühzeitig aufhörenden Variations-

1) F. Netolitzky, Anatomie der Dikotylenblätter mit Kristallsandzellen. Wien und Berlin 1911.

bewegungen: Vicia faba, V. sepium, V. sativa, Lens esculenta, Lathyrus latifolius, L. silvestris, L. pratensis, L. maritimus, L. vernus, L. tuberosus, L. niger, besonders zahlreich bei L. odoratus, bei welcher letzteren sie ja Gegenstand einer eingehenden Untersuchung von seiten Lepeschkin's (vgl. pag. 58) geworden sind. Von Arten mit Variationsbewegung besitzen zahlreiche Wasserdrüsen der genauer untersuchte Phaseolus, dgl. Parochetus, der sehr kräftig, besonders an den Blatträndern ausscheidet. Bei erneuten Untersuchungen fand ich sie aber auch bei manchen anderen Arten mit Variationsbewegung, bei Medicago falcata und sativa, Melilotus alba, Trifolium repens, T. pratense, ferner bei Mimosa pudica. Bei diesen Arten sind allerdings die Ausscheidungen so spärlich, daß sie sich bisher der Beobachtung entzogen haben. Vielleicht haben hier die spärlichen Drusen nur die Aufgabe, aus jungen Blättern Stoffe zu entfernen, die bei stärkerer Anhäufung besonders gefährlich werden könnten, wie etwa Kalium, dessen Gegenwart fast stets in den Tröpfchen nachgewiesen werden kann. Oxalatkristalle werden hier schon frühzeitig ausgebildet.

Kristallfrei fand ich dagegen die Blätter von Lupinus luteus und polyphyllus, denen Wasserdrüsen von dem üblichen Bau abgehen. Vielleicht wird aber deren Funktion durch die plasmareiche, zartwandige Basalzelle der Borstenhaare übernommen. Vergebens gesucht habe ich sie außerdem bei den Holzgewächsen Sarothamnus scoparius, Cytisus laburnum, Robinia pseudacacia, Colutea arborescens, Sophora japonica. Von anderen Exkretionsorganen sind extraflorale Nektarien, besonders bei tropischen Leguminosen sehr verbreitet. Oxalatdrusen treten bei den Papilionaceen sehr selten auf. Das oxalsaure Kalksalz findet sich namentlich in Gestalt von Einzelkristallen, insbesondere im Begleitgewebe der Leitbündel und in den „Kammerfasern". Die Oxalidee Biophytum dendroideum, die Euphorbiacee Phyllanthus hedysaroides, denen Guttation abgeht, führen gleichfalls einfache Kristalle in großer Menge. Das häufig beobachtete Vorkommen einfacher Kristalle bei nicht oder nur spärlich ausscheidenden, von Drusen bei ausscheidenden Blättern fordert zur Prüfung der Frage auf, worin diese Wechselbeziehungen begründet sein mögen. Vielleicht hat folgende Hypothese einige Berechtigung.

Wo Ausscheidung fehlt, dürfte die Aufnahme von Kalziumverbindungen langsamer und stetiger vor sich gehen als dort, wo durch Exkretionsfähigkeit die Zufuhr ergiebiger und je nach den wechselnden

äußeren Bedingungen ungleichmäßiger vor sich geht. Auf Zeiten mit reicher Zufuhr werden solche folgen, wo sie sich verlangsamt oder gar zum Stocken kommt. Diese Hypothese gewinnt an Wahrscheinlichkeit, da es gelingt, Blätter, die unter normalen Verhältnissen Drusen bilden, bei gleichmäßiger Zufuhr von Kalziumverbindungen zur Bildung einfacher Kristalle zu veranlassen. Dieses Ergebnis stellte sich bei früher (pag. 10 ff.) beschriebenen Versuchen ein. Dianthus caryophyllus, welcher wie andere Caryophyllaceen neben Drusen nur sehr ausnahmsweise Einzelkristalle enthält, bildete bei künstlicher Einführung von Kalksalzen Einzelkristalle von ansehnlicher Größe. In den Blättern von Viscum setzten sich an die Drusen gleichfalls große Säulen an.

Bei Rumex obtusifolius, in dessen Blättern vor der Behandlung bloß große Drusen in vereinzelten Zellen zu sehen waren, fanden sich fast in allen Parenchymzellen lange stattliche Säulen, ein Ergebnis, das auch mit Beta trigyna erzielt wurde.

Die geschilderten Versuche zeigen, daß es gelingt, die normale Bildungsweise der Kristalle zu beeinflussen. Es wäre eine vielleicht lohnende Aufgabe, diese Frage einer vertieften Untersuchung zu unterziehen.

Einfache Kristalle treten unter gewöhnlichen Umständen besonders häufig in den „Kristallscheiden“ auf, welche dickwandige Elemente, z. B. Sklerenchymfasern, begleiten. De Vries[1]) nimmt an, daß das Kalziumoxalat vorzugsweise an solchen Stellen abgelagert wird, wo es den Säfteaustausch am wenigsten beeinträchtigt. Schon früher hatte er die Ansicht vertreten[2]), daß es durch Diffusion der Kristallscheide zufließt, um dort abgelagert zu werden. Eine andere Ansicht vertritt Kohl (l. c. pag. 42 u. ff.). Auf die häufige Vergesellschaftung von Zellulose- und Kalkoxalatbildung sich stützend, nimmt er an, daß der Transport von Kohlehydraten in Form von Kalkverbindungen stattfindet, eine Annahme, die eine Stütze findet in der von mir (vgl. pag. 15) beobachteten Förderung der Kristallausscheidung bei Zufuhr von Zuckerkalk. Daß aber noch andere Umstände hierbei von Bedeutung sein müssen, geht schon daraus hervor, daß dickwandige Sklerenchymfasern

---

1) De Vries, H., Über die Bedeutung der Kalkablagerungen in den Pflanzen. Landwirtschaftliche Jahrbücher 1881, Bd. X, pag. 68.

2) Derselbe, Keimungsgeschichte des roten Klees. Ibidem 1876, Bd. VI, pag. 915—917.

oft genug der Begleitung von Kristallschläuchen entbehren. Dies scheint besonders häufig der Fall zu sein bei Blättern, die reichlich ausscheiden: Cruciferen, Papaveraceen, Rhinanthaceen, Sambucus, Urtica, Cannabis, Tamarix; es findet sich aber auch bei Pflanzen ohne Exkretion: Pisum sativum, Amicia zygomeris, deren Blätter allerdings auch sonst frei von Kristallen sind. Ich begnüge mich hier mit diesen Andeutungen, die nur den Zweck haben, auf die Mannigfaltigkeit der bei der Beurteilung dieser Erscheinungen in Betracht kommenden Umstände hinzuweisen.

Zusammenfassung. Da das Kalziumoxalat, das bei der großen Mehrzahl der höheren, dem Luftleben angepaßten Pflanzen vorkommt, in gewissen Angiospermenfamilien, ferner allen Bryophyten abgeht, so entsteht die Frage, ob das verschiedene Verhalten wenigstens zum Teil mit den Ausscheidungsverhältnissen zusammenhängt. Der gänzliche Mangel der Kristalle wird, wenigstens für den Gametophyten der Moose, verständlich, wenn man bedenkt, daß dieser nicht mit einer für Flüssigkeiten schwer durchlässigen Cuticula ausgerüstet ist, mithin also allen Salzüberschuß, wie dies besonders bei Marchantiaceen leicht zu beobachten ist, ohne Schwierigkeit nach außen befördern kann. Der gegen Wasserverlust gut geschützte Sporophyt der Laubmoose dürfte andererseits in der Lage sein, eine qualitative Auswahl zu treffen bei der Aufnahme der aus der Mutterpflanze zu schöpfenden Salze.

Unter den Pteridophyten sind die reichlich ausscheidenden Equiseten und die in ihrer Ligula ein Exkretionsorgan besitzenden Selaginellen frei von Oxalat; die mit verschiedenartigen Ausscheidungswerkzeugen versehenen Farne sind in der Mehrzahl ohne Kristalle. Ihr Fehlen bei den nicht ausscheidenden Ophioglossum, Botrychium, ferner bei Psilotum ist aus deren Mykotrophie verständlich.

Unter den Monokotylen sind die stark guttierenden Cyperaceen und die Gramineen mit Ausnahme der Panicoideen oxalatfrei. Eine gewisse Sonderstellung nehmen die rhaphidenführenden Orchideen, Liliaceen, Amaryllideen ein. Die bekanntlich schon sehr frühzeitig erfolgende massenhafte Rhaphidenbildung ist unabhängig von einer starken Wasserdurchströmung, mithin auch von der Ausscheidung, was sich hier aus dem großen Speicherungsvermögen der Knollen und Zwiebeln erkären dürfte.

Von den dikotylen Rhaphidenpflanzen setzen namentlich die einjährigen eine durch Exkretionsorgane gesicherte Nährsalzbilanz voraus (Impatiens).

Was die anderen Kristallformen anbelangt, so fehlen solche, was unschwer zu verstehen ist, bei Vollparasiten (Orobanche) und obligat Mykotrophen (Monotropa). Bei den Nährsalzparasiten geht ihr Auftreten in der Regel wieder Hand in Hand mit dem Fehlen der Außenexkretion; so enthalten die stark guttierenden Rhinanthaceen keine, die nichtausscheidende Mistel viel Oxalatkristalle. Thesium zeigt allerdings weder das eine noch das andere; vielleicht erklären starke Membranverkieselung oder andere Eigenschaften (Auswahl- oder Speicherungsvermögen) das auffällige Verhalten.

Daß die Beziehungen zwischen Guttation und Kristallvorkommen nicht so einfach sind, zeigen Pflanzen mit Oxalat und reicher Exkretion: Rumex, Fragaria, Urticaceen usw.

Die Ausscheidung scheint aber nicht nur für das Auftreten des Kalksalzes überhaupt von Bedeutung zu sein, sondern sie mag auch mehr oder weniger die zur Ausbildung gelangenden Kristalle beeinflussen. Sehen wir von dem sich vornehmlich in Ruderalpflanzen oder doch Gewächsen nährsalzreicher Böden (viele Solanaceen, Sambucus) findenden Kristallsand ab, so treffen wir Drusen vornehmlich in ausscheidenden, Einzelkristalle hingegen überwiegend in nicht guttierenden Pflanzen an. Versuche mit Dianthus, Viscum, Rumex ergaben, daß bei gleichmäßig fortgesetzter Salzaufnahme, abweichend von dem gewöhnlichen Verhalten unter natürlichen Verhältnissen, Einzelkristalle gebildet werden. Es ist nicht ausgeschlossen und der weiteren Prüfung wert, ob Fehlen oder Vorhandensein der Guttation auch den Ort der Ablagerung mitbestimmen.

Die Ausscheidung spielt nicht nur im individuellen Leben der Pflanze eine wichtige Rolle, sondern sie dürfte, wie das vornehmlich in den folgenden Kapiteln zu zeigen versucht werden soll, auch auf die Phylogenese der Gewächse und namentlich der Blätter, von Einfluß gewesen sein. So erscheint es naheliegend, daß die Anlage von Wasserspalten- und anderen Exkretionsapparaten die Entwicklung gezähnter Blattränder begünstigt hat (Rosaceen), während in Formenkreisen, in denen derartige Vorrichtungen fehlen, Ganzrandigkeit der Spreiten vorherrscht.

Das Fehlen von baumartigen Holzgewächsen in manchen Gruppen (Cruciferen, Papaveraceen, Campanulaceen, Valerianaceen, Primulaceen) ist wohl aus der Unfähigkeit, das Kalzium an Oxalsäure zu binden, zu verstehen. In den meist langlebigen Holzgewächsen sammeln sich im Laufe der Zeit große Mengen von Kalzium an. Wenn den Bäumen, denen die Ausscheidungsfähigkeit meist abgeht, nicht die

Möglichkeit gegeben wäre, es als Oxalat festzulegen, so würde dies wohl nachteilige Folgen haben. Bei fast allen baumartigen Holzgewächsen kommt Kalziumoxalat oft in großen Mengen vor. Es fehlt allerdings bei den Sträuchern Philadelphus und Deutzia, beide mit wirksamen Wasserspalten, und bei Cytisus laburnum, Sarothamnus scoparius, von dem mir Ausscheidungsorgane nicht bekannt sind.

Zwischen äußerer und innerer Exkretion — vorübergehende oder dauernde Ablagerung von Exkreten in Milch- und Schleimsäften — bestehen nahe, bald einfachere, bald sehr verwickelte Zusammenhänge.

IX. Die Ausscheidung in ihren Beziehungen zur Bedornung und Bestachelung, sowie zur Verkalkung und Verkieselung.

Schon am Anfang dieser Abhandlung wurde auf das gegensätzliche Verhalten der Pflanzen gegenüber den mineralischen Ausscheidungen hingewiesen: die einen sind befähigt, sie schon vor der Entfaltung der Blätter nach außen zu schaffen, die anderen müssen sie in Ermangelung von äußeren Exkretionsorganen im Inneren unterbringen. Weitere Untersuchungen werden höchst wahrscheinlich ergeben, daß außer den hier bisher allein besprochenen Wasserspalten, Wasserdrüsen, Nektarien noch mancherlei andere Gebilde bei Entsalzungsvorgängen beteiligt sein werden. Man denke an die Schleimdrüsen[1]) und andere oberflächliche Schleimbildungen und dgl. mehr.

Wo äußere Exkretionsorgane fehlen, können durch Abstoßung von Blättern, ja ganzen Zweigen, durch Borkenbildung usw. unbrauchbare oder gar schädliche Stoffe entfernt werden. Alle diese Möglichkeiten fallen weg bei laubblattlosen Stammsukkulenten (Kakteen, Euphorbien, Stapelien), denen zur Exkretbeseitigung höchstens Stacheln, Blüten und Früchte zur Verfügung stehen.

Es steht zu erwarten, daß die hier kurz skizzierten Unterschiede der Pflanzen in ihrem Verhalten gegenüber den mineralischen Exkreten sich in nicht wenigen anatomischen und physiologischen Eigenschaften bemerkbar machen, so daß eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Typen das Verständnis von mancherlei Eigentümlichkeiten

---

1) Vgl. Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Pringsheim's Jahrbücher 1876, Bd. X.

der ganzen Pflanze, insbesondere aber der Blätter zu fördern geeignet sein wird. Der Vergleich extremer Fälle, wo die Unterschiede am schärfsten zutage treten, verspricht hier, wie auch in anderen Fällen, am ehesten Erfolg und läßt erhoffen, daß die hierbei gewonnenen Gesichtspunkte das Verständnis auch in weniger ausgeprägten Fällen ermöglichen werden.

Es soll also hier der gleiche Weg beschritten werden, den ich bei der Behandlung des Mykorhizenproblems eingeschlagen habe. Dort hat die vergleichende Betrachtung der Gewächse mit stets verpilzten Wurzeln (Botrychium, Orchideen, Gentiana, Polygala) mit mykorhizenfreien Pflanzen (Polypodiaceen, Equiseten, Cyperaceen, Cruciferen, Caryophylleen) es ermöglicht, die Frage nach dem Sinn der Mykorhizenbildung schärfer zu stellen und dahin zu beantworten, daß es auf den Erwerb der Nährsalze oder ihrer Verarbeitungsprodukte ankomme, den die nicht mykotrophen Gewächse selbständig besorgen, während die Mykorhizenpflanzen in mehr oder weniger hohem Grade auf die Hilfe von Pilzen angewiesen sind, eine Ansicht, die ich trotz mannigfacher Einwände, die sich immer nur auf Einzelheiten stützen, ohne das ganze Problem im Auge zu behalten, auch jetzt noch aufrecht erhalten kann [1]).

---

1) Auf die größten Schwierigkeiten stößt das Verständnis der Ernährungsweise der Mykotrophen bei Neottia Nidus avis, bei der, abweichend von unseren anderen Orchideen, es kaum gelingt, direkte Verbindungen des intraradikalen Myzels mit dem Waldboden aufzufinden. Auf eine eingehendere Behandlung der Biologie dieser merkwürdigen Pflanze, die schon mehrfach erörtert worden ist, muß, da sie zu weit führen würde, verzichtet werden. Es sei hier nur auf einige Eigenschaften des Substrats der Neottia hingewiesen, dessen Beschaffenheit mir geeignet scheint, eine engere Fragestellung über die Ernährungsweise dieses Saprophyten zu fördern.

Massenherde dieser Pflanze (vgl. Peklo, J., Zur Lebensgeschichte von Neottia Nidus avis in Flora 1906, Bd. XCVI), in welchen die Rhizome sich manchmal dicht berühren, finden sich, worauf mich mein früherer Schüler Dr. Weyland zuerst aufmerksam gemacht hat, immer nur an Stellen, in welchen unter dem Humus tonige, für Wasser schwer durchlässige Erdschichten anstehen, bald auf ebenem Waldboden, häufiger aber, wie ich an verschiedenen Stellen, sowohl in Tannen- als in Buchenwäldern feststellen konnte, in Rinnsalen, die bei Regen von Wasser durchströmt und längere Zeit durchtränkt werden. Das im Gegensatz zu den meisten anderen Mykotrophen reich entwickelte Wurzelwerk wird hier oft von einem Waldbodenauszug umspült, dessen Bestandteile trotz des Wurzelhaarmangels aufgenommen werden können um, wie dies schon ausgesprochen worden ist, durch den symbiotischen Pilz verarbeitet und an die Wurzelzellen in für diese verwertbare Verbindungen abgegeben zu werden. Bei Neottia würde also im Gegensatz zu anderen Mykotrophen der symbiontische Pilz bei der Aufnahme der Nährstoffe von außen nicht in Betracht kommen, sondern nur bei ihrer Verarbeitung. Die im Vergleich

Das hier einzuschlagende Verfahren besteht in der Hervorhebung der Eigenschaften zunächst der Pflanzen, insbesondere der Blätter, die mit äußeren Exkretionsorganen versehen, also fähig sind, die Exkrete aus dem Pflanzenleibe zu entfernen. Hiermit zu vergleichen ist das Verhalten der Gewächse, denen Außenexkretion fehlt, und die infolgedessen die Exkrete kürzere oder längere Zeit, in extremen Fällen zeitlebens in ihrem Inneren zurückhalten müssen. Es ist zu erwarten, daß mancherlei Exkretbehälter, deren Funktionen zur Zeit noch nicht sichergestellt worden ist, in ihrer Bedeutung erkannt oder doch mit genauer umschriebener Fragestellung untersucht werden können (vgl. pag. 81).

Wir wenden uns zunächst der vergleichenden Betrachtung einiger Schutzmittel gegen Tierfraß zu. Die mannigfaltigen Einrichtungen sind meist nicht regellos verteilt, sondern häufig charakteristisch für einzelne systematische Gruppen, denen wiederum andere Waffen entweder ganz fehlen oder doch nur vereinzelt eigen sind. Insbesondere gilt dies von den gegen größere Tiere wirksamen mechanischen Schutzwaffen, den Dornen und Stacheln.

Bedornung und Exkretion.

Eine oft erörterte aber immer noch strittige Frage ist die der Bewertung der Bedornung von Bäumen und Sträuchern. Dem unbefangenen Beobachter, der nicht nur in Mitteleuropa, sondern auch im Süden, insbesondere in Steppen und Wüsten, das Verhalten weidender

---

zu anderen Orchideen ziemlich zahlreichen unverzweigten Wurzeln sind auf einen ziemlich engen Raum zu dem „Nest“ zusammengedrängt. Die Ausnutzung des Substrats kann sich mithin nur auf einen kleinen Umkreis des an vermodernden Pflanzenteilen reichen Substrats erstrecken. Die hieraus erwachsende Schwierigkeit wird aber dadurch gehoben, daß eben das Wurzelsystem nach Regengüssen von einer, auf abschüssigem Substrat stets erneuerten Bodenlösung umspült wird. Massenhaftes Vorkommen dieser merkwürdigen Pflanze, deren Rhizome, abweichend von anderen Orchideen, an geeigneten Stellen den Boden in dichten Beständen durchsetzen, habe ich nur an Orten der beschriebenen Beschaffenheit angetroffen.

Die auffallenden Unterschiede in der Art der Bewurzelung — reich entwickeltes, aber zusammengedrängtes Wurzelwerk bei Neottia, geringere Anzahl von Wurzeln, die aber beträchtlich länger sind, sich in dem Substrat ausbreiten und aus denen mehr oder weniger reichlich Pilzfäden ausstrahlen, bei den Rhizom- und Knollenorchideen — dürften also darauf beruhen, daß bei letzteren hauptsächlich die symbiontischen Pilze die Nährstoffe aus dem Boden aufnehmen, während Neottia, die gewissermaßen eine Wasserkulturpflanze darstellt, sie an sich herankommen läßt.

Tiere, Ziegen und Schafe, gegenüber den dort so sehr verbreiteten Dornsträuchern und den mit Wehrorganen ausgestatteten Kräutern aufmerksam verfolgt hat, drängt sich die Überzeugung auf, daß allein diese Bewehrung jene Gewächse vor der Vernichtung durch zahme oder wilde Wiederkäuer und Nagetiere zu schützen vermag. Mit gelenker Zunge verstehen es die Ziegen, hie und da ein erreichbares Blatt oder gar einen zarten jungen Sproß aus dem kurz geschorenen Dornbusch herauszuholen, während sie manche danebenstehende unbewehrte, aber ihrem Geschmack nicht oder weniger zusagende, saftreiche Gewächse völlig unberücksichtigt lassen oder doch nur in höchster Not angreifen. Es ist klar, daß jene den Tieren so zusagenden Dornsträucher ohne den mechanischen Schutz nicht erhaltungsfähig wären.

Gegen die Übertragung der Schlüsse, die man aus der Bedrohung der Dornsträucher durch weidende Herdentiere gezogen hat, auf die ursprünglichen Zustände, ist verschiedentlich geltend gemacht worden, daß die Gefährdung nur deshalb so groß sei, weil die unter dem Schutz des Menschen stehenden Tiere so zahlreich sind; die hauptsächlich in Betracht kommenden Wiederkäuer und Nager träten nur unter besonderen Verhältnissen in solchen Mengen auf, daß sie gefährlich werden könnten. Das früher massenhafte Vorkommen von Wiederkäuern ist nun aber für manche Erdstriche historisch beglaubigt; aber auch jetzt noch werden dem aufmerksamen Beobachter in scheinbar sehr tierarmen Steppen und Halbwüsten Hasen und Gazellen begegnen, Tiere, deren Verhalten gegenüber der Pflanzenwelt sich allerdings nicht so leicht wie bei den Haustieren feststellen lassen wird. Wo in periodisch trockenen Ländern sich in den feuchten Perioden ein üppiger Gras- und Kräuterwuchs entfaltet und größere Pflanzenfresser nicht fehlen, treten stets bewehrte Holzgewächse auf.

Die Gräser, die ohne Verkieselung der Oberhaut, den Schnecken und wohl auch anderen omnivoren oder pleophagen Tieren unbedingt zum Opfer fallen würden, bilden zwar die Hauptnahrung der Nager und Wiederkäuer, denen sie aber dank ihrer beinahe unbegrenzten Regenerationsfähigkeit nicht unterliegen.

Die mit Ausnahme der Wurzeln den Angriffen der weidenden Tiere ausgesetzten Teile der Holzgewächse müssen, namentlich im jugendlichen Zustande, geschützt sein entweder durch chemische oder durch mechanische Eigenschaften, die zwar, wie die Beobachtung lehrt, sie nicht völlig schützen, sie aber doch vor Vernichtung bewahren. Auf die mannigfaltigen hier in Betracht kommenden Fragen, wie Häufung, Vikariieren verschiedenartiger, mechanischer und chemischer

Schutzmittel, gehe ich hier, unter Hinweis auf frühere Arbeiten[1]), nicht näher ein. Bedornung ist bei Gewächsen, die für Säugetiere giftig oder ihnen widerwärtig sind, selten vorhanden und findet sich meist nur dort, wo ein zur Regenzeit üppiger Gras- und Kräuterwuchs starke Vermehrung jener Tiere ermöglicht, die dann zur Trockenzeit, wo das Futter kärglich bemessen ist, sich notgedrungen auch von einer ihnen wenig zusagenden Kost ernähren müssen. Die durch brennend scharfe, giftige Milchsäfte die Tiere fernhaltenden Stapelien, Euphorbien und Rhus-Arten[2]) sind daher auch nur in den trockensten Ländern außerdem durch Dorne geschützt. Im schroffen Gegensatze hierzu starren die mild schmeckenden Kakteen von gefährlichen, mechanisch wirkenden Abwehrorganen, die wohl nur bei epiphytischen und bei wenigen bodenwüchsigen giftigen Arten fehlen.

Die anscheinend schwer zu verstehende Bedornung der so äußerst giftigen kakteenähnlichen afrikanischen Euphorbien läßt sich begreifen, wenn man bedenkt, daß die Stacheln ihren Trägern nicht bloß von Nutzen sind gegen Fraß, sondern überhaupt durch Verhütung der Schädigung ihrer Oberfläche durch größere Tiere. Gedenkt man des Schadens, den in unseren Wäldern das Fegen des Wildes an jungen Stämmen verursacht, so wird man den Vorteil der Bekleidung der Kanten der fleischigen, leicht verletzbaren Stämme der meist in baumloser Umgebung stehenden Stammsukkulenten nicht gering anschlagen. Man braucht hierbei nicht bloß an die Abwehr fegender Cerviden zu denken; auch das Reiben und Scheuern anderer großer Tiere dürfte durch die starke Bewehrung, wenn nicht ganz verhindert werden, so doch nur in weniger gefährdender Weise stattfinden.

Die Auffassung der Dorne und Stacheln als Wehrorgane gegen die Angriffe größerer Tiere ist namentlich in Frage gestellt worden[3]) auf Grund der Ergebnisse von Kulturen mit verschiedenen Dorn-

---

1) Vgl. E. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft u. Medizin 1888, Bd. XXII, pag. 105 u. ff. E. Stahl, Mexikanische Xerophyten in Vegetationsbilder von Karsten u. Schenck, 2. Reihe, Heft 3 u. 4. Text zu Taf. 22—24. Gegenüber der Kritik, die Fr. Heikertinger: Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß (Biolog. Zentralblatt 1914, Bd. XXXIV, pag. 81 u. ff.) meinen Arbeiten und denjenigen einiger meiner Schüler zuteil hat werden lassen, soll von anderer Seite Stellung genommen werden.

2) Vgl. Diels, L., Die Epharmose der Vegetationsorgane bei Rhus L. § Gerontogeae Engl. Engler's Botanische Jahrbücher 1898, Bd. XXIV.

3) Neger, Fr. W., Biologie der Pflanzen, 1913, pag. 566.

sträuchern. So soll nach Lothelier[1]) bei Kultur in mit Wasser gesättigter Luft die Bedornung unterbleiben, an ihrer Stelle dafür aber beblätterte Zweige entstehen; bei Robinia sollen die Stipulardornen verschwinden. Nach den Untersuchungen von Zeidler[2]) wird jedoch die Dornbildung nicht nur in feuchter Atmosphäre, was schon von Goebel[3]) bezweifelt worden war, sondern auch bei teilweise dunkel gehaltenen Pflanzen zwar etwas gehemmt, nicht aber auf die Dauer unterdrückt. Wenn nun auch bei solchen Sträuchern bei großer Luftfeuchtigkeit die Dornbildung vollständig ausbliebe, so könnte hieraus, was auch Lothelier nicht tut, keineswegs ein Argument gegen die Schutzwirkung abgeleitet werden. In freier Natur, selbst im Waldesschatten, wird man lange nach unbewehrten Trieben von Berberis, Crataegus, Robinia suchen und hierauf kommt es allein an. Wenn, wie wir annehmen, die natürliche Auslese bei der Heranzüchtung der Dornen und Stacheln von entscheidender Bedeutung gewesen ist, so hat sie gewirkt auf die, unter den natürlichen klimatischen Bedingungen der freien Natur unterworfenen Gewächse und nicht, was heutzutage oft vergessen zu werden scheint, auf die kümmerlichen Objekte des physiologischen Laboratoriums. Wenn also gesagt wird, Dorn- und Stachelbildung von Landpflanzen sei ein Ausdruck des trockenen Klimas, so ist nichts dagegen einzuwenden, insofern bei starker Besonnung der Pflanze ein Überschuß an zur Dornbildung verwendbaren Stoffen zur Verfügung steht. Ungünstigere Ernährungsverhältnisse erheischen zunächst die Ausbildung der Ernährungsorgane, der beblätterten Zweige, die unter den gegebenen Bedingungen weniger schutzbedürftig sind, da den in Betracht kommenden Tieren unter diesen Umständen hier andere Nahrung zur Verfügung steht in Gestalt von Gräsern und anderen krautigen Gewächsen. Während über diesen Punkt keine weiteren Worte zu verlieren sind, so verdient dagegen ernste Berücksichtigung die Frage, womit es zusammenhängen mag, daß selbst in Steppen und Wüsten, wo die Bedornung so verbreitet ist, diese wieder bei vielen Gewächsen, ja bei den Vertretern ganzer Familien fehlt oder doch nur sehr vereinzelt vorkommt. Wäre die Dornbildung eine notwendige Folge klimatischer Einflüsse, so ist nicht einzusehen, warum sie sich nicht gleichmäßig bei allen Steppen- und

---

1) Lothelier, Recherches sur les plantes à piquants. Revue générale de Botanique 1893, T. V.

2) J. Zeidler, Über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Lichtes auf die Ausbildung der Dornen von Ulex europaeus. Flora 1911, pag. 86.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen. 1898. I. Teil, pag. 226.

Wüstenpflanzen, insbesondere den Holzgewächsen, eingestellt hat. Mit der Annahme, es beruhe das verschiedene Verhalten auf der spezifischen Struktur, auf den in den verschiedenen Formenkreisen schlummernden Entwicklungsmöglichkeiten, ist nichts gewonnen; es muß vielmehr versucht werden zu ergründen, mit welchen besonderen Eigenschaften der Pflanzen Dornbildung in der Regel in Korrelation steht. Es wird also zu untersuchen sein, mit welchen Eigenschaften gewisser Formenkreise es zusammenhängen mag, daß ihre Vertreter im Lauf der phyletischen Entwicklung zur Dornbildung geschritten sind und weshalb andererseits innerhalb anderer Kreise es entweder gar nicht oder doch nur ausnahmsweise zur Bildung von Dornen oder Stacheln gekommen ist.

Ich bin mir wohl bewußt, hier ein sehr unsicheres Gebiet zu betreten, wage es aber in der Hoffnung, daß es auf diesem Wege gelingen wird, bisher fast nur rein deskriptiv behandelte Gebiete der vergleichenden Organographie und Anatomie mit Tatsachen der Ernährungsphysiologie zu verknüpfen. Wie bei anderen dergleichen Betrachtungen wird der Vergleich extremer Fälle am ehesten geeignet sein, einen Einblick in die verwickelten Beziehungen zwischen Ernährungs- und Gestaltungsverhältnissen zu ermöglichen. Das verschiedene Gebahren der Pflanzen in der Nährsalzaufnahme und der Ausscheidung der mineralischen Exkrete scheint mir hier besondere Beachtung zu verdienen. Die Berücksichtigung des verschiedenen Schutzes gegen Tierfraß, wie auch andere biologische Fragen, werden jedoch daneben nicht unbeachtet bleiben dürfen.

Durch reiche Bedornung oder Bestachelung treten viele Rosifloren (Rosaceen, Amygdaleen, Pomaceen), Leguminosen und fast alle Kakteen hervor.

Die zuletzt genannte Familie sei zum Ausgangspunkt der Erörterung dieser Frage gewählt. Mit Ausnahme der epiphytischen Rhipsalideen, von denen Vertreter auch im Waldesschatten vorkommen, sind die Kakteen Bewohner sonniger Standorte, wo sie trotz reduzierter Oberfläche sich eines reichen Lichtgenusses erfreuen, so daß organische Baustoffe für die Stachelbildung reichlich zur Verfügung stehen. Anders verhält es sich mit der Salzversorgung: durch wasserarmes Substrat erschwerte Wasseraufnahme, geringe Transpiration und die Unfähigkeit, die im Überschuß aufgenommenen Salze durch Ausscheidung zu entfernen, wirken ungünstig auf die Nährsalzaufnahme. Wasserspalten und Wasserdrüsen sind von den Kakteen nicht bekannt, extraflorale Nektarien sind allerdings bei gewissen Rhipsalideen und Opuntien vorhanden. Verkieselung von Zellhäuten, die,

falls sie gegen Tierfraß schützen soll, sich frühzeitig einstellen muß, scheint in dieser Pflanzengruppe zu fehlen. Kohl (l. c. S. 222), der eine größere Anzahl Kakteen und fleischige Euphorbien untersucht hat, gibt an, bei allen diesen Gewächsen nur sehr geringe Mengen von Kieselsäure gefunden zu haben. Sie findet sich ja in jungen Organen meist nur bei Gewächsen mit starker Transpiration und reicher Ausscheidung mineralischer Auswurfstoffe. Voraussetzung für die Ausbildung der saftreichen, mit wenigen Ausnahmen mild schmeckenden und daher Tiere wasserarmer Gegenden zum Genuß einladenden Pflanzen zu ihrer eigentümlichen Gestaltung war die gleichzeitige Bildung oder schon vorhandene Bewehrung durch Stacheln, deren Herstellung hauptsächlich einen Aufwand an Kohlehydraten erheischt.

Die den Säulenkakteen habituell so ähnlichen sukkulenten Euphorbien bedürfen, worauf schon hingewiesen worden ist (pag. 92), dank der Giftigkeit ihres Milchsaftes, nicht eines so dichten Besatzes von stechenden Wehrorganen. Letztere sitzen nur in wenigen Längsreihen den Kanten der Achsen auf, so daß oft große unbewehrte Teile der Oberfläche frei den Angriffen der Tiere zugänglich sind, aber wegen der giftigen Eigenschaften des Milchsaftes höchstens von Spezialisten, wobei besonders an Insektenlarven zu denken wäre, beschädigt werden mögen.

In der Familie der Leguminosen ist Dorn- und Stachelbewehrung sehr verbreitet. Unter den europäischen Sträuchern und Halbsträuchern dieser Familie gibt es sowohl bewehrte als unbewehrte Arten. Zu den ersten gehört der von Dornen starrende Ulex europaeus, dessen Zweige, aber erst in zerkleinertem Zustand, ein selbst den Pferden zusagendes Futter abgeben, während der durch widerlichen Geruch und Geschmack ausgezeichnete Besenstrauch (Sarothamnus scoparius) nur gelegentlich, in Zeiten der Not, von weidenden Wiederkäuern, noch seltener von Nagetieren gefressen wird. Nach Sander[1]) wird allerdings in Hannover der Ginster an genügsame Schafe (Haidschnucken) verfüttert, doch ist „beim Verfüttern darauf zu achten, daß zur Vermeidung von Erkrankungen die Tiere anfänglich nicht zu viel von dem Ginster erhalten", sonst werden sie wie trunken, fallen hin und können sogar verenden. Der chemisch geschützte Strauch kann also im Gegensatz zu Ulex mechanische Schutzwaffen entbehren. Daß bei diesem nicht klimatische Einwirkungen für die Ausbildung der Stacheln verantwortlich gemacht werden können, geht daraus hervor, daß er ein

---

1) Sander, Dendrologisches Allerlei. Mitteilungen der Deutschen dendrologischen Gesellschaft 1917, pag. 106.

Bewohner des feuchten Seeklimas ist, während der unbewehrte Besenstrauch auch Gegenden mit trockenerem Klima bewohnt. In bezug auf Schutz gegen Tierfraß mag ein ähnlicher Gegensatz bestehen zwischen der gut bewehrten Genista germanica und der unbedornten G. tinctoria.

Kakteen und Leguminosen, Familien, innerhalb welcher die mechanischen Schutzwaffen der Dornen und Stacheln ganz besonders mächtige Ausbildung erreichen, haben, so sehr sie auch sonst in ihren übrigen Eigenschaften von einander abweichen mögen, doch eines gemeinsam. In beiden Familien geht, so weit ich zu übersehen vermag, die Neigung zur Bewehrung durch Schutzwaffen, deren Härte auf stark verdickten, verholzten Zellwänden beruht, Hand in Hand mit dem Zurücktreten von Verkieselung (die Dorne von Robinia, auch die von Berberis lassen keine Spur von Kieselskelett zurück) und Verkalkung der Zellhäute. Wie bei den Kakteen dürfte dies mit der bei den Leguminosen oft fehlenden oder doch nur schwach entwickelten Exkretionsfähigkeit zusammenhängen. Ausnahmen von dieser Regel bestätigen die Berechtigung unserer Annahme. Phaseolus multiflorus, Soja hispida, deren hakenförmige Haare verkieselt sind, gehören zu den verhältnismäßig seltenen Papilionaceen, die sich durch reichliche Ausscheidung vermittelst Wasserdrüsen auszeichnen.

Eine nähere, von den angegebenen Gesichtspunkten ausgehende Untersuchung verdient auch die Familie der Rosaceen, welche die zahlreichsten bedornten oder stacheligen Holzgewächse der einheimischen Flora enthält. Von Pomoideen sind bedornt die Crataegus-Arten, die wilden Stammformen von Pirus communis und Mespilus germanica, unbewehrt dagegen Pirus malus, die Sorbus-Arten, Coloneaster und Amelanchier. In der Unterfamilie der Amygdaleen haben bloß Prunus spinosa und nächste Verwandte Dornen, unbedornt sind Prunus domestica und die Cerasus-Arten. Die Unterfamilie der Rosoideen enthält in den Gattungen Rosa und Rubus in großer Mehrzahl stacheliche, daneben aber auch wehrlose oder doch fast wehrlose Arten (Rosa alpina). Die Schutzwaffen dieser Gewächse sind hart durch Verholzung; Verkieselung tritt bei ihnen jedenfalls in den Hintergrund. Wie sich die Blätter der Holzgewächse aus dieser Familie in betreff der Ausscheidung verhalten, wird näher festzustellen sein. Mir ist sie nur von wenigen Arten bekannt. Reichlich ist sie bei Keimpflanzen des Apfelbaums, bei manchen Rosen; vermißt habe ich sie bei Birnbaumkeimlingen. Nähere Beachtung verdienen in bezug auf Exkretion die drüsigen Blattzähne.

Welch eingehende Berücksichtigung bei Behandlung dieser Frage auch die Schutzeinrichtungen gegen Tierfraß verdienen, haben mir vor vielen Jahren angestellte Versuche mit Rubus-Arten gezeigt. Bei diesen hat sich herausgestellt, daß die mit dichtem Stachel- und Drüsenbesatz bedeckten Triebe nach Entfernung des schützenden Mantels gierig von Schnecken benagt wurden, während sie die gleichfalls oberflächlich geschälten Sprosse der nur mit zerstreut stehenden Stacheln versehenen Arten verschmähten.

Solchen Formenkreisen, in welchen es wie bei den besprochenen Leguminosen und Rosaceen zur Ausbildung kräftiger Wehrorgane gekommen ist, stehen andere gegenüber, in denen Dornen und Stacheln vollständig fehlen. Am ehesten zu begreifen ist dieses bei Holzgewächsen, die wie Pappeln und Weiden Bewohner feuchterer Erdstriche sind und in trockene Gebiete nur längs der Flußläufe eindringen. Raschwüchsigkeit, starke Regenerationsfähigkeit, gewisse chemische Eigenschaften und dadurch bedingte geringere Gefährdung von seiten der Tiere, die hier andere passendere Nahrung finden, dürften hier von weitgehender Bedeutung gewesen sein.

In hohem Grade bemerkenswert ist das Fehlen von Stacheln und Dornen innerhalb der so formenreichen Gattung Quercus, innerhalb welcher höchstens bei südlichen Arten dornig gezähnte Blätter vorkommen, obschon diese Gattung auch in trockenen Gebieten der alten und neuen Welt durch zahlreiche, auch strauchförmige Arten vertreten ist. Da Verkieselung — bei unseren Arten wenigstens — sich erst allmählich einstellt, so wird der Schutz gegen kleinere omnivore Tiere durch die reichlich vorhandenen astringierenden „Gerbsäuren“ bedingt sein, die auch das Fehlen von Wehrorganen in Gestalt von Dornzweigen als Schutz gegen große Tiere begreiflich erscheinen läßt.

Wie hier der Reichtum an astringierenden Stoffen, hat in anderen Formenkreisen die Gegenwart von Rhaphiden der Heranbildung von Dornen Einhalt geboten. Die Kalziumoxalatnadeln wirken, wie Peyer[1]) gegen Lewin gezeigt hat, schon für sich allein rein mechanisch auf die Schleimhaut der Freßwerkzeuge der Tiere, wobei es allerdings nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich ist, daß sie die Giftwirkung mancher Pflanzen verstärken, indem sie als Instrumente für die Übertragung des Giftes in das Innere der Gewebe wirksam sind. Bedornte oder bestachelte Rhaphidenpflanzen aus der Klasse der Dikotylen sind

1) Peyer, W., Biologische Studien über Schutzstoffe. Diss., Jena 1911, pag. 55.

mir nicht bekannt, vielleicht kommen welche in Trockengebieten vor, wo ja viele sukkulente und nicht sukkulente Monokotylen (Liliaceen und Amaryllideen) ihre Blätter mit Dornen und Stacheln ausstatten, die im Verein mit den Rhaphidenapparaten, Bitterstoffen und manchen anderen chemischen Schutzstoffen die Erhaltung unter klimatischen Verhältnissen sichern, die insbesondere den saftreichen Gewächsen gefährlich sein müssen. So erklärt sich auch hier das Auftreten von mechanischen Schutzwaffen als eine Folge kombinierter tierischer und klimatischer Einwirkungen.

Die mitgeteilten Beispiele, denen sich noch andere anreihen ließen, mögen genügen, um zu zeigen, wie unberechtigt die Annahme ist, es seien Bedornung und Bestachelung ausschließlich Folgen der bloßen Einwirkung trockener Klimate.

Als positiver Faktor, welcher die Dornbildung im individuellen Leben begünstigt und der auch bei der phyletischen Entwicklung der bewehrten Pflanzengeschlechter von Bedeutung gewesen sein muß, ist intensive Besonnung mit ihren Folgen in Anspruch zu nehmen. Dabei ist aber, mindestens in manchen Fällen, die Mitwirkung eines negativen Faktors nicht zu verkennen: die fehlende Exkretionsfähigkeit und die damit wegfallende Möglichkeit, die jugendlichen, besonders schutzbedürftigen Teile mit einem Kieselpanzer zu umgeben. Gewiß können neben den erörterten Umständen noch mancherlei andere in Betracht kommen. Die hier in den Vordergrund gestellten Korrelationen verdienen aber jedenfalls ganz besondere Beachtung bei der Behandlung des hier nur skizzenhaft erörterten Problems.

Verkieselte und verkalkte Zellhäute.

Bei Pflanzenteilen mit stark verkieselten Zellhäuten, deren Härtung schon frühzeitig zum Schutz erforderlich ist, muß nicht nur für frühzeitige Zufuhr des Siliciums, sondern auch für Entfernung der an die Kieselsäure gebundenen Base — meist wird es sich um Kalium handeln — gesorgt sein. Hier ist denn auch, wie zu erwarten, kräftige Ausscheidung von Kalium stets zu beobachten. In Pflanzenteilen, in denen die Verkieselung nicht sehr frühzeitig und rasch, sondern allmählich im Laufe der Ernährungstätigkeit vor sich geht, braucht der Siliciumbegleiter nicht ausgeschieden zu werden, da er allmählich bei der Vermehrung organischer Substanz verwendet werden kann.

Ganz besonders deutlich tritt der Zusammenhang zwischen frühzeitiger Hautverkieselung und kräftiger Ausscheidung bei den Equiseten zutage. Trotz der Verkümmerung der Blätter, die bloß dem

Knospenschutz und der Exkretion dienen, sind die Schachtelhalme durch starke Wasserdurchströmung ausgezeichnet. Bei trockener Luft verlieren bekanntlich abgeschnittene mit der Schnittfläche in Wasser tauchende Sprosse mehr Wasser, als sie aufzusaugen vermögen, und vertrocknen nach kurzer Zeit. Die sommergrünen Arten gehören mit den zartblätterigen Farnen zu den ziemlich zahlreichen krautigen Gewächsen mit starkem Wurzeldruck, die schon kurz nach der Abtrennung vom Wurzelwerk ihren Wasserbedarf nicht zu decken vermögen, daher rasch welken und vertrocknen.

Die Wurzeln der Schachtelhalme sind, wie dies bei raschwüchsigen Pflanzen mit starker Transpiration und Ausscheidung zu sein pflegt, stark behaart, mithin befähigt, eine ergiebige Wasserdurchströmung zu unterhalten. Tagüber genügt es, sie nur kurze Zeit mit einem Glaskasten zu bedecken, um die Guttation hervorzurufen; gehören ja die Equiseten mit den Gräsern, Myriophyllum proserpinacoides, Caladium, Tropaeolum, Impatiens noli tangere, Alchemilla vulgaris zu den besten Objekten für die Demonstration dieses Vorgangs. Über Nacht geht die Nährlösungdurchströmung ununterbrochen vor sich und gleichzeitig ist für Beseitigung etwaiger störender Exkrete gesorgt.

Trotz der starken Ausscheidung ist der Aschegehalt der Schachtelhalme sehr beträchtlich. Ich fand bei Equisetum sylvaticum 19,2%, E. hiemale 22,3%, E. arvense 26,6%.

Nach Wolff's Zusammenstellung (pag. 141) lauten die Angaben für E. arvense 18,89%, für E. Telmateja 28,57%. Der Kieselsäuregehalt der Reinasche erreicht bei ersterer Art 41,73%, bei der zweiten sogar 70,64%. Von den anderen Bestandteilen treten nach Wolff das noch am reichsten vorhandene Kalium (K_2O 19,16% und 8,01%), ferner das Kalzium (CaO 17,20% und 8,63%) der Kieselsäure sehr zurück. Diese wird eben in erheblichen Mengen zurückgehalten zur Aussteifung der Häute der äußeren Zellschichten, von anderen Stoffen wahrscheinlich nur so viel, als für den Aufbau und den Betrieb erforderlich ist. Von welchen schlimmen Folgen die Zurückhaltung von Exkreten begleitet wird, haben unsere früher mitgeteilten Versuche (pag. 38) deutlich genug gezeigt. Der trotz der ergiebigen Exkretion mineralischer Bestandteile so beträchtliche Aschegehalt steht bei diesen wie bei anderen Pflanzen in Zusammenhang mit ihrem Schutzbedürfnis gegenüber tierischen und vielleicht auch pflanzlichen Feinden, denen sie ohne Verkieselung bei ihren übrigen Eigenschaften zum Opfer

fallen würden [1]). Ganz besonders gilt dies auch für die Cyperaceen und Gräser. Namentlich diese letzteren wären bei ihrem milden, süßen Geschmack, der nur bei wenigen Arten durch widrige Zusätze beeinträchtigt wird, ohne die Kieselpanzerung dem sicheren Untergang geweiht; ohne diesen Schutz gegen mancherlei Tiere, insbesondere die Schnecken, hätten die Gräser nicht so werden können, wie sie geworden sind. Dieser glücklichen Eigenschaft, welche die Heranzüchtung widriger oder gar giftiger Stoffe entbehrlich gemacht hat, verdanken zahlreiche omnivore Tiere, insbesondere die Haustiere, die sich von Gräsern oder ihren Samen ernähren, die Möglichkeit des Bestehens. Dem Menschen aber, der seine Pflanzenkost in den Ländern höherer Kultur vorwiegend aus Grassamen bestreitet, hat der Kieselpanzerschutz der Halme und Früchte die Möglichkeit geschlossener Ansiedelung in Ländern mit gemäßigtem Klima gewährt. Da die Entwicklung höherer Stufen der menschlichen Kultur aber auf der ganzen Erde aufs innigste mit der Getreidekultur verknüpft gewesen ist, so leuchtet ein, von welch unermeßlicher Bedeutung die Art des Schutzes bei dieser wichtigsten Pflanzenfamilie für die Menschheit geworden ist. Kleine Ursachen, große Wirkungen.

Der Besitz von Wasserspalten oder Wasserdrüsen scheint für die rasche Zufuhr löslicher Silikate für die in frühzeitigen Entwicklungsstadien eintretende Membranverkieselung erforderlich zu sein, auch dort, wo die Inkrustierung sich nicht über die ganze Außenfläche der Organe erstreckt, sondern auf die Haare und ihre nächste Umgebung beschränkt zu sein pflegt. Solche Gewächse besitzen denn auch entweder Wasserpalten oder Wasserdrüsen, Gebilde, die auch bei Sträuchern und Bäumen mit frühzeitiger Verkieselung nicht fehlen.

Die Anlage von Haaren an Blättern und Stengeln findet, wie bekannt, in frühester Jugend statt; sie eilen in ihrer Ausbildung den Spaltöffnungsapparaten voraus. Wo Verkieslung oder Verkalkung der Häute eintritt, also bei Klimmhaaren, Borsten-, Feil-, Brennhaaren, muß für eine frühzeitige, ergiebige Zufuhr der inkrustierenden Stoffe zu den, an den jugendlichen Organen dicht gedrängten Auswüchsen möglich sein. Dieser Bedarf kann nun gedeckt werden durch schon früher aufgespeicherte Vorräte, oder aber er muß vielleicht zum größten Teil von außen her bezogen werden. Das letztere dürfte für die Mehrzahl der Fälle zutreffen. In früher Jugend inkrustierte Haare findet

1) Vgl. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin 1888, pag. 72 u. ff.

man bei Pflanzen, deren junge Organe eine lebhafte Wasserdurchströmung zeigen. In den jüngsten Blättern, deren Luftspalten erst wenig leistungsfähig sein können, gesellt sich zur gewiß sehr geringen Transpiration der eben aus der Knospenlage hervortretenden Blätter der Flüssigkeitsaustritt durch Wasserspalten und Wasserdrüsen, der schon an sehr jungen Blättchen in reichem Maße vor sich geht. Die Zufuhr der inkrustierenden Stoffe, die Beseitigung etwaiger unnützer Begleiter ist hier gesichert. Als Beispiele seien folgende erwähnt: Phaseolus multiflorus mit seinen stark verkieselten Haaren führt zahlreiche Wasserdrüsen, die bei manchen Kleearten fehlen, deren Haare dafür auch nicht inkrustiert sind. Die mit verkieselten Klimmhaaren versehenen Rubia tinctorum, Galium aparine tragen an den Blattspitzen Gruppen von Wasserspalten. Deutzia, Ulmus, Urtica, die Loaseen ragen alle durch reiche Ausscheidung hervor. Vergeblich nach Exkretionsorganen gesucht habe ich bis jetzt bloß bei Hedysarum gyrans und Lourea vespertilio, die mir zur nochmaligen Prüfung jetzt leider nicht zur Verfügung stehen.

Ob bei Gewächsen, deren Haare durch Einlagerung von Kalziumkarbonat gehärtet werden, gleichfalls in der Regel Ausscheidungsorgane an den Blättern vorkommen, bedarf noch näherer Untersuchung. Hier liegt allerdings die Annahme nahe, daß Verkalkung nicht so enge an die Gegenwart von Exkretionsorganen gebunden sein wird, als dies für die Verkieselung der Fall ist. Dafür spricht schon die frühzeitige Bildung von primärem Kalkoxalat in noch ganz jugendlichen Blättern z. B. nicht ausscheidender Papilionaceen, Chenopodien und vieler anderer ähnlich sich verhaltender Pflanzen. Die Tatsache weist mit manchen anderen auf die Wanderungsfähigkeit organisch gebundenen Kalziums hin, das denn bald als Oxalat, bald als Karbonat ausgeschieden werden kann.

Immerhin ist auch bei Gewächsen mit verkalkten Haaren Exkretion sehr verbreitet: Cucurbitaceen, viele Cruciferen, Umbelliferen, Borragineen, Kompositen (z. B. Helianthus annuus) usw.

Wo Cystolithen[1]) vorkommen, dürfte es sich meist ähnlich ver-

---

1) Cystolithen finden sich wie bekannt (vgl. Solereder, Ergänzungsband, pag. 354) besonders bei rein tropischen oder doch ganz vorwiegend tropischen Familien (Acanthaceen, Gesneraceen, Olacineen, Urticaceen). Die Speicherung des Kalziums in leicht angreifbarer und, wie Haberlandt (Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., pag. 484) gezeigt hat, unter Umständen wieder in den Stoffwechsel einbezogener Ausscheidung dürfte bei der bekannten Kalkarmut der Tropenböden für jene Gewächse von besonderer Wichtigkeit sein.

halten. Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung das Verhalten der in Warmhäusern verbreiteten Urticacee Elatostema ulmifolium, deren Blätter und Stengel neben sehr zahlreichen Cystolithen stark verkieselte Haare führen. Auch am unversehrten Blatt sind die spindelförmigen Cystolithen dank der dünnen Spreiten der mikroskopischen Beobachtung direkt zugänglich; schon an sehr kleinen, noch in der Knospenlage befindlichen Blättern lassen sich die bereits stark verkalkten Cystolithen erkennen, aus denen bei Säurezusatz reichlich Kohlensäure entweicht. Die sehr frühzeitige Verkieselung von Zellhäuten und die Einlagerung von Kalk ist hier, wie bei der Brennessel ermöglicht durch zweierlei Ausscheidungsorgane: durch gruppenweise über die Spreite verteilte Wasserspalten und durch Wasserdrüsen, die nicht nur an den Blattspreiten, sondern auch an den Stielen und Stengeln in großer Zahl vorhanden sind. Als weitere Beispiele frühzeitiger Kalkablagerung können Acanthaceen aus den Gattungen Fittonia, Eranthemum angeführt werden, die nach Kohl, l. c. (pag. 139) schon dicht am Vegetationspunkt in der Epidermis von Blättern und Stengeln ansehnliche Cystolithen enthalten. Wasserspalten fehlen hier, aber Blätter und Stengel sind mit äußerst zahlreichen Wasserdrüsen versehen

Wie bei Elatostema finden sich bei den genannten Acanthaceen im Stengel Cystolithen, deren frühzeitige Ausbildung eine erhebliche Zufuhr von Kalziumverbindungen zur Voraussetzung hat. Wasserdrüsen sind, wie bei Elatostema, an den Axen in großer Zahl vorhanden.

Wasserspalten sind, soweit mir bekannt, an Stengeln bisher nicht gefunden worden; ihre Gegenwart wäre auch mit dem ganzen Bau und den Leistungen der Axen aus nahe liegenden Gründen wohl kaum vereinbar, während Wasserdrüsen, die in ihren Leistungen nicht so eng an Gefäßbündelnähe gebunden sind, eine für Stengel geeignete Art der Ausscheidungsorgane darstellen.

Nicht überall geht die Ausbildung der Cystolithen so früh vor sich. Bei Ficus elastica (vgl. Kohl, l. c. pag. 138) beginnt sie mit der Bildung des verkieselten Stiels, der schon in der aus der Knospenlage hervorgehenden Spreite vorhanden ist, während der warzentragende Teil mit seinen Kalkeinschlüssen erst im fünften oder sechsten Blatt vollständig ausgebildet ist. Die Kalkeinlagerung schreitet also im Gegensatz zur Verkieselung ganz langsam vorwärts. Kohl nimmt an, daß der Kalk schon vor der Inkrustierung in ansehnlicher Menge in den Zellen der Oberhaut und dem Hypoderm vorhanden ist.

Mir scheint, daß zum Verständnis des Unterschiedes zwischen Ficus elastica einerseits und Elatostema und den Acanthaceen andererseits bezüglich der Zeit der Cystolithenausbildung besonders auch die verschiedene Größe der Wasserdurchströmung berücksichtigt werden muß, da sie jedenfalls eine große, vielleicht maßgebende Rolle spielt. Elatostema, wie auch die Acanthaceen sind stark transpirierende und ausscheidende Gewächse. Abgetrennte Sprosse welken sehr rasch, auch wenn die Stümpfe in Wasser tauchen. Hierbei bekunden sie ein äußerst geringes Saugvermögen, sind also, wie unter den einheimischen Gewächsen die Equiseten und meisten Farne, weit mehr als die meisten anderen Pflanzen direkt vom Wurzeldruck abhängig, um das unter diesen Umständen verlorene Transpirationswasser zu ersetzen. Welke, in Wasser gelegte Sprosse werden dank der zahlreichen Wasserdrüsen schon bald wieder straff. Die Zufuhr von Salzen wird auch bei den noch sehr jungen, dicht mit Wasserdrüsen besetzten, bei Elatostema auch mit Wasserspalten versehenen Blättern erheblich sein, jedenfalls viel erheblicher als bei den derben Blättern von Ficus elastica, denen Wasserspalten fehlen und die, wie Kamerling[1]) angibt, nur an jungen Keimpflanzen Wasserdrüsen führen, während solche an Exemplaren mit einer Stammlänge von 1—2 dcm aber nicht mehr zu finden sind. Nach Möbius[2]) finden sich allerdings bei einer Abart dieses Ficus Wassergrübchen, die auch schon Haberlandt beschrieben hat, die ich aber bei der von mir untersuchten Form nicht habe finden können. Wie dem auch sein mag, die Ausscheidung ist im Vergleich zu Elatostema und den Acanthaceen sehr gering. Sie mag erforderlich und ausreichend sein für den Erwerb der frühzeitig sich ausbildenden Cystolithenstiele. Die im Gegensatz zu Elatostema und den Acanthaceen langsam vor sich gehende Kalkeinlagerung macht es wahrscheinlich, daß eine frühzeitige Kalkeinlagerung wie die Verkieselung von Zellhäuten an lebhafte Salzdurchströmung gebunden ist.

Pflanzen mit spät einsetzender Verkieselung.

Die bisher erörterten Fälle haben ergeben, daß Verkieselung und Verkalkung von Zellhäuten mehr oder weniger eng an die Gegenwart von Ausscheidungsorganen gebunden sind. Nun gibt es aber zahlreiche

---

1) Kamerling, Z., Kleine Notizen. IV. Die Hydathoden an den Jugendblättern von Ficus elastica. Berichte d. deutschen bot. Ges. 1913, Bd. XXXI, pag. 488.

2) Möbius, M., Beitrag zur Anatomie der Ficusblätter. Bericht der Senckenberg. Naturforsch. Ges. in Frankfurt a. M. 1897, pag. 131.

nicht ausscheidende Pflanzen, insbesondere Holzgewächse, mit inkrustierten Zellhäuten. Sie unterscheiden sich aber von den bisher besprochenen Arten durch den zeitlichen Verlauf der Kieselsäureeinlagerung. Diese tritt nicht wie bei jenen in der frühen Jugend ein. Bei Coniferen, Cupuliferen u. a., die weder Wasserspalten noch Wasserdrüsen haben, sind die Blätter anfangs sehr zart und die durch die Verkieselung bedingte Härte stellt sich erst allmählich ein. Bei Nadelhölzern nimmt der Kieselsäuregehalt diesjähriger Nadeln nach den eingehenden Untersuchungen von H. Bauer[1]) vom Frühjahr (21. Mai) bis zum Herbst (17. September) zu und zwar bei der Lärche um das $6^1/_2$ fache, bei der Fichte um das 4,6 fache, bei der Kiefer sogar um das 38 fache.

Schon früher hatte Ramann[2]) für die Buche ein starkes Anwachsen der Kieselsäuremenge festgestellt. Sie stieg auf die Fläche berechnet, von 1,123 (4. Juni) bis zu 6,050 (27. Sept.) und nahm sogar noch in den, dem Absterben entgegengehenden Blättern, wie auch in solchen anderer Cupuliferen (Eiche, Hainbuche, Hasel) zum Teil um mehr als das Doppelte zu.

Wie viel von dieser Kieselsäure in löslichen Verbindungen des Zellinhaltes, wie viel in den Häuten enthalten ist, wurde nicht näher untersucht. Die mit dem Alter zunehmende Härte der Blätter spricht dafür, daß die weitaus größere Menge der Membran angehört. Mit den abfallenden Blättern wird also Kieselsäure als nicht verwertbares Exkret aus der Pflanze entfernt, woraus aber keineswegs hervorgeht, daß die Zellhautverkieselung nicht nach dem Absterben der Organe noch von Bedeutung sein kann, wenn sie nicht gar erst jetzt recht zur Geltung kommt.

Die von den Forstwirten so hoch eingeschätzte Waldstreu, die ganz vorwiegend aus toten Blättern besteht, ist je nach ihrer Herkunft (von verschiedenen Bäumen) von sehr verschiedener Haltbarkeit (vgl. Ramann, Bodenkunde, pag. 466 u. ff.). Der Gehalt an „Gerbstoff“ mag hierbei in Betracht kommen; viel wesentlicher scheint aber die Verkieselung zu sein, die ja gewissen Membranen (Diatomeen) unter Umständen eine fast unbegrenzte Haltbarkeit verleiht. Aber auch die auf der Erde liegenden Blätter werden durch sie vor rascher Verwitterung geschützt.

---

1) Bauer, H., Stoffbildung und Stoffaufnahme in jungen Nadelhölzern. Naturwissenschaftl. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft 1910.

2) Ramann, E., Wandern die Nährstoffe beim Absterben der Blätter? Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen 1898, 30. Jahrg.

Bei Organen mit kräftiger Ausscheidung, die die Salzzufuhr zu den jugendlichen, noch in Entfaltung begriffenen Teilen begünstigt, bevorzugt die Verkieselung in der Regel die Oberhaut (Equisetum, Cyperaceen, Gramineen) und ihre Anhängsel; Mesophyll und Gefäßbündel bleiben kieselfrei.

Hier wo die Aufgabe der Verkieselung in dem Schutz gegen Tierfraß oder das Eindringen von Pilzen besteht[1]), beschränkt sich die Verkieselung auf die die Organe nach außen begrenzenden Zellwände. Bei den Blättern vieler Holzgewächse erstreckt sie sich dagegen über größere Teile des Querschnitts, wobei die Oberhaut oft weniger als andere Gewebeelemente verkieselt ist. Buche und Eiche z. B. enthalten in der Oberhaut nur Spuren von Kieselsäure, während die Nerven, bei der Buche, auch das Mesophyll, stark verkieselt sind (Kohl, l. c. pag. 236). Eiche und Buche, deren jugendliche Organe chemisch gegen omnivore Tiere geschützt sind, können im Gegensatz zu Schachtelhalmen, Gräsern usw., die ohne Kieselpanzerung vernichtet würden, diesen kräftigen mechanischen Schutz entbehren. Es fragt sich nun, ob die allmählich im Laufe der Vegetationsperiode zunehmende Härte nicht vielleicht erst nach dem Abfall der Blätter zur Geltung kommt. Es ist sehr bemerkenswert und dürfte kaum auf Zufall beruhen, wenn es hauptsächlich geschlossene Bestände bildende Waldbäume sind, bei denen die starke Verkieselung den abgefallenen Blättern größere Haltbarkeit verleiht.

An erster Stelle steht in dieser Beziehung die Buche mit verkieseltem Mesophyll. Die Eichblätter mit nicht verkieseltem Mesophyll zersetzen sich leichter (Ramann, Bodenkunde, 3. Aufl., 1911, pag. 467).

Es wäre von Interesse, das Laub unserer Waldbäume auf seine Haltbarkeit unter gleichen Zersetzungsbedingungen genauer zu untersuchen. Um mir wenigstens einen Überblick zu verschaffen, besuchte ich wiederholt eine feuchte bewaldete, nach Norden abfallende Talschlucht des Muschelkalkgebietes bei Jena. Die Durchmusterung der am Boden liegenden diesjährigen Blätter ergab in der zweiten Hälfte des bis dahin durch abnorm milde und feuchte Witterung ausgezeichneten Winters 1915/16 bei einigen Arten eine bereits weitgehende Zersetzung. Am stärksten verwittert, oft kaum noch zu erkennen, waren

---

1) Die Keimschläuche der Puccinia graminis wie die anderer grasbewohnender Puccinien dringen bei Berberis durch die unverkieselte Membran der Epidermiszellen ein, bei den Gräsern benutzen sie dagegen die Spaltöffnungen als Eintrittspforten.

die Spreiten von Sambucus nigra, Juglans regia (mit 2,02% Kieselsäure in der Asche), Robinia pseudacacia (2,42%), Fraxinus excelsior (2,63%), Lonicera caprifolium. Wie die in der Literatur gefundenen eingeklammerten Zahlen zeigen, ist der Kieselsäuregehalt der Blätter bei den angeführten Arten gering.

In scharfem Gegensatz zu den genannten Pflanzen stehen die durch große Haltbarkeit des Laubes bekannten Eichen, Ahorne, Hainbuchen, Buchen und Nadelhölzer, deren Blätter sich durch weit höheren Kieselsäuregehalt auszeichnen: Eiche (5,21%), Carpinus (5,79%) Fagus (über 10%), Acer campestre (11%), Tanne (8,15%), Fichte und Lärche bis über 20%.

Hoher Kieselsäuregehalt von Blättern und Stengeln ist oft (Equiseten, Cyperaceen, Gramineen) mit starker Wasserdurchströmung (Transpiration und Guttation) verbunden. Der Vergleich der beiden eben besprochenen Gruppen von Holzgewächsen zeigt nun aber gerade, daß die Arten mit zurücktretender Verkieselung durch den größeren Wasserbedarf ausgezeichnet sind (Sambucus, Juglans, Robinia, Fraxinus), während die Arten mit stark verkieselten Blättern (Acer campestre, Carpinus, Fagus, Quercus und die Coniferen) geringere Ansprüche an den Wassergehalt des Bodens stellen, was mit der bei ihnen schwächeren Transpiration zusammenhängt.

Für Holzgewächse, die in geschlossenen Beständen auf zeitweise dem Austrocknen ausgesetzten Böden gedeihen, wird Bodenbedeckung mit haltbarer, das Austrocknen verzögernder Laubstreu von ganz anderer Bedeutung sein als für solche, deren größerer Wasserbedarf sie so wie so an die Nähe von Wasseradern oder doch an stets feucht bleibendes Substrat kettet.

Ganz wesentliche Berücksichtigung verdient hier das Fehlen oder die Gegenwart von Mykorhizen. Diese fehlen bei Sambucus, Juglans, treten zurück bei Fraxinus und Robinia, Arten mit rasch verwitterndem Laub. Besonders bei den als Mykorhizenbäume bekannten, Bestände bildenden Cupuliferen und Coniferen bleiben die toten Blätter und Nadeln, dank der Verkieselung lange erhalten. Das gleiche gilt für die gleichfalls als mykotroph bekannten Ericaceen. Die geschlossene Laub- oder Nadelstreu erschwert das ganze Jahr hindurch das Austrocknen des Bodens. Vom Herbst bis in den Winter hält sie außerdem die Bodenwärme zurück und fördert so das Gedeihen der in den oberen Bodenschichten wachsenden Wurzeln samt den Pilzen,

die gerade, worauf schon Büsgen[1]) hingewiesen hat, im Spätherbst sich aufs lebhafteste entwickeln, einer Jahreszeit, in welcher ihnen, wie den Wurzelhaaren in dem frischgefallenen Laub eine besonders ergiebige Nährstoffquelle erschlossen ist. Wie groß die Anreicherung des Waldbodens sich im Herbst gestaltet, hat eine Arbeit von Ramann[2]) und Niklas gezeigt. Von dem Gedanken ausgehend, daß Untersuchungen über Verteilung und Gehalt an Mineralstoffen im Boden um so aussichtsvoller sein müssen, je geringer der Gehalt an löslichen Stoffen ist, also je ärmer die Böden sind, wurden die Bodenproben einem auf Hochmoortorf gewachsenen Birkenwald entnommen. Die torfige Unterlage bietet nämlich noch den Vorteil nur mäßiger Schwankungen im Wassergehalt im Laufe des Jahres, so daß den Bäumen immer genügend Wasser zur Verfügung steht. Der Gesamtgehalt an löslichen Salzen wurde jemals bestimmt durch Messung der elektrischen Leitfähigkeit bzw. des Widerstandes, welchen die Bodenlösung dem Durchtritt des elektrischen Stromes entgegensetzt. Von den auf diesem Weg gewonnenen Ergebnissen sei hier nur folgendes mitgeteilt. „Sehr scharf tritt die Zunahme der Konzentration der Bodenlösung im November hervor; der Gehalt an löslichen Stoffen ist gegenüber den vorhergehenden Monaten auf das Zwei- bis Dreifache gestiegen! Außer dem Streuabfall ist eine andere Ursache dieses Verhaltens nicht vorhanden."

Es ist zu erwarten, daß diese zunächst für eine salzarme Unterlage festgestellte Erscheinung auch für andere Bodenarten gelten wird. In der Jahreszeit, in welcher der die Nährsalzaufnahme begünstigende Transpirationsstrom bei Laubbäumen wegfällt, bei immergrünen Nadelhölzern stark herabgesetzt ist, steht den Waldpflanzen ein großer Vorrat von Nährstoffen zur Verfügung, den sie aus eigenen Kräften kaum auszunützen vermögen, der ihnen aber durch Vermittelung von Wurzelpilzen zugänglich gemacht wird. Feucht- und Warmhaltung des Bodens durch schwer verwitternde Laubstreu bietet einen in seiner Bedeutung schwer abzuschätzenden Vorteil.

Zusammenfassung. Vergleichend biologische Erwägungen führen zu dem Ergebnis, daß zwischen der Exkretionsfähigkeit und der

---

1) Büsgen, M., Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. Allgem. Forst- und Jagdzeitung von Lorey, Frankfurt a. M. 1901.

2) Ramann, E. und Niklas, H., Der Einfluß eines Baumbestandes auf den Gehalt an gelösten Salzen in einem Hochmoorboden. Mitteilungen aus der chem. bodenkundl. Abteilung der Kgl. bayr. forstlichen Versuchsanstalt München 1916, pag. 3.

Art des Schutzes gegen Tierfraß unverkennbare Beziehungen bestehen. Bedornung und Bestachelung finden sich vorwiegend bei Gewächsen mit fehlender oder doch schwacher Ausscheidungsfähigkeit mithin erschwerter Nährsalzzufuhr. In den Vordergrund treten diese mechanischen Schutzwaffen in Klimaten, wo das im Überfluß vorhandene Licht die Bildung organischer Substanz begünstigt. Verkieselung fehlt in diesen Wehrorganen, deren Härte auf bloßer Membranverdickung beruht: Cacteen, Leguminosen, Rosifloren. In Ermangelung eines Kalk- oder Kieselpanzers bei gleichzeitigem Fehlen von ausreichend wirksamen chemischen Schutzstoffen mußten sich, besonders in periodisch trockenen Erdstrichen, diese Pflanzen durch stärkere Wehrorgane vor den Angriffen größerer Tiere schützen. Klima und Tierwelt haben also vereint die Auslese derart bewehrter Pflanzen zustande gebracht, wobei zugleich die physiologischen Eigenschaften von grundlegender Bedeutung gewesen sind.

Daß klimatische Einflüsse allein dazu nicht genügten, zeigen zahlreiche unbewehrte aber giftige Arten, die den von mechanischen Waffen strotzenden zugesellt sind.

Im Gegensatze zur Bedornung und Bestachelung findet sich Kieselpanzerung bei Gewächsen mit kräftiger Ausscheidung: Equiseten, Gräser, Cyperaceen. Das gleiche gilt von Pflanzen, deren Borsten- oder anders gestalteten Haare ihre Härte der Einlagerung von Kieselsäure oder Kalk verdanken. Um wirksam zu sein, muß diese in früher Jugend erfolgen. Ermöglicht wird dies durch die Tätigkeit der Exkretionsorgane, die die rasche Zufuhr zumal des Siliciums und die Entfernung der mit ihm aufgenommenen Base ermöglichen.

Tritt die Verdickung erst später und ganz allmählich ein, so ist sie nicht an die Gegenwart von Exkretionsorganen gebunden (Cupuliferen, Coniferen), und auch nicht auf die übrigens oft nur schwach verkieselte Oberhaut beschränkt, sondern sie erstreckt sich oft auf das ganze Blattgewebe. Bei diesen Bäumen kommt die Verkieselung als Tierschutz kaum in Betracht, da sie an den zarten jugendlichen gegen polyphage Tiere chemisch geschützten Blättern noch gar nicht vorhanden ist. Hier kommt die ökologische Bedeutung der als wertloses Exkret aus dem Betrieb entfernten Kieselsäure erst recht zur Geltung nach dem Tode der Blätter in Gestalt einer haltbaren Waldstreu. Eine solche liefern ganz vorwiegend die geschlossene Bestände bildenden Waldbäume, insbesondere die Coniferen und Cupuliferen, die in Böden wurzeln, die zeitweise dem Austrocknen unterliegen. Die

den Wasserverlust des Bodens verzögernde Laubstreu muß für diese Bäume von ganz anderer Bedeutung sein als für solche, deren größerer Wasserbedarf sie so wie so an stets feucht bleibendes Substrat kettet.

Feucht- und Warmhaltung des Bodens durch schwer verwitternde Laub- und Nadelstreu begünstigen vom Spätherbst bis in den Winter das Gedeihen der in den oberen Bodenschichten ausgebreiteten Wurzeln samt den symbiontischen Pilzen. Es dürfte also kein „Zufall" sein, wenn die Membranverkieselung besonders bei mykrotrophen Bäumen und Sträuchern gefunden wird.

X. Variationsbewegungen und Exkretion.

Nachdem ich einmal erkannt hatte, in welch hohem Grade die Exkretionsverhältnisse nach verschiedenen Seiten hin das Verhalten der Pflanzen beeinflussen, lag es nahe, eine früher behandelte Frage wieder aufzunehmen, die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Variationsbewegungen. In dem „The power of movement in Plants" betitelten Werke, welches Charles und Francis Darwin im Jahre 1880 herausgegeben haben, findet sich die Ansicht ausgesprochen, daß alle Schlafstellungen, sowohl der Kotyledonen als der Laubblätter, den Spreiten den Vorteil gewähren, sie gegen die Folgen nächtlicher Abkühlung zu schützen. Werden die Blätter an der Ausführung der nyktitropen Bewegungen verhindert, so leiden sie in kalten Nächten leichter durch den Frost, als wenn sie die Vertikalstellung einnehmen können oder sich durch gegenseitige Deckung gegen Ausstrahlung zu schützen vermögen. Wenn auch der Nutzen der Schlafstellung hauptsächlich in der Vermeidung der Frostgefahr besteht, so fällt dieser Vorteil für Pflanzen frostfreier Länder fort. Aber in jeder Gegend und zu jeder Jahreszeit sind die Blätter in Folge der Strahlung nächtlicher Abkühlung ausgesetzt, welche ihnen bis zu einem gewissen Grade schädlich sein mag; und die (l. c. pag. 286) durch die nächtliche Vertikalstellung und die häufige gegenseitige Deckung vermieden wird. Soweit die Ansichten der beiden englichen Forscher.

Von der Voraussetzung ausgehend, daß eine befriedigende Auffassung der Nachtstellung der Blattspreiten auch auf die Tropenpflanzen, insbesondere auch auf solche aus Erdstrichen mit äußerst geringen täglichen Temperaturschwankungen anwendbar sein müsse, habe ich während meiner Tropenaufenthalte in Java und Mexiko dieses Problem stets im Auge behalten und nachdem ich eine Reihe von Eigentümlichkeiten

des Baus kennen gelernt hatte [1]), die unter Umständen die Verdunstungsgröße und mithin die Nährsalzversorgung der Blätter steigern müssen, kam ich zur Ansicht, daß nicht nur die Schlafstellung, sondern auch die zum Lichteinfall wechselnden Stellungen der mit Gelenken versehenen Spreiten von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet werden müssen.

In einer 1897 erschienenen Abhandlung [2]) wurde die Wirkung der Schlafstellung in der Erschwerung der Betauung der vertikalen oder gegenseitig sich deckenden Blattflächen gesucht und durch Versuche festgestellt, daß taufreie Spreiten Morgens stärker transpirieren als solche die mit Tautröpfchen verdeckt sind. Neuerdings hat dann Margarete Erban [3]) die Verteilung der Stomata an nyktinastischen Blättern untersucht und in vielen Fällen eine Beziehung zur Art der Schlafstellung nachgewiesen. Bei Oxalideen und Leguminosen fand sie die Stomata ausschließlich oder doch vorwiegend an denjenigen Stellen der Blätter, die sich in der Schlafstellung gegenseitig decken, es werden also besonders die spaltöffnungsreicheren Stellen der Spreiten vor Befeuchtung bewahrt. Die gegen Betauung geschützten Blättchen sind also schon in der Frühe befähigt stärker zu tanspirieren als die betauten. Sie werden mithin schon in den frühen Morgenstunden reichlicher als letztere mit Nährsalzen versorgt. Da nun erfahrungsgemäß die Kohlenstoffassimilation in der Frühe besonders erheblich ist, muß die ungeschmälerte Nährsalzzufuhr für deren Verarbeitung und mithin für die Gesamternährung von Bedeutung sein, insbesondere bei Pflanzen mit zarten Spreiten, die bei zunehmender Lichtintensität und Luftrockenheit die Wasserdampfabgabe auf verschiedenem Wege herabzusetzen pflegen und also darauf angewiesen sind, die feuchteren Morgenstunden möglichst auszunutzen.

Die Bedeutung der im Laufe des Tages öfters wechselnden Stellung der Spreiten zum Lichteinfall mit den beiden Extremen — Flächen- und Profilstellung —, die eine so feine Abstufung des Lichtgenusses ermöglichen, wurde gleichfalls in Beziehung zur Transpiration und Nährsalzversorgung gebracht, die ja ganz wesentlich in ihrer Größe abhängen

---

1) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. Annales du jardin bot. de Buitenzorg 1893, Vol. XI. Stahl, Über bunte Laubblätter. Ebenda 1896, Vol. XIII.

2) E. Stahl, Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitung 1897, Bd. LV.

3) Erban, M., Über die Verteilung der Spaltöffnungen in Beziehung zur Schlafstellung der Blätter. Berichte d. Deutsch. bot. Gesellschaft 1916, Bd. XXXIV, pag. 880.

von der mit der Stellung der Spreiten zur Bestrahlung wechselnden Blatttemperatur. Die Veranlassung, hierauf und nicht etwa auf die feine Regulierung der Assimilation hauptsächlich Gewicht zu legen, war das bei sehr vielen Pflanzen mit Variationsbewegungen fehlende Ausscheidungsvermögen. Bei den äußerst zartspreitigen, tropischen Euphorbiaceen der Gattung Phyllanthus (z. B. Ph. hedysaroides, Ph. urinaria), die so günstige Objekte für das Studium der Variationsbewegungen liefern, fehlt Guttation. Desgleichen fehlt sie oder ist doch sehr schwach im Vergleich zu anderen mit ihnen vergesellschafteten Kräutern bei manchen Leguminosen. Wasserspalten sind überhaupt von dieser formenreichen Ordnung nicht bekannt. Wasserdrüsen sind zwar häufiger (vgl. pag. 83) als bisher angenommen, doch dürften sie oft nur in der ersten Jugend der Blätter tätig sein. Von Pflanzen aus anderen Familien ist Oxalis acetosella durch kräftige Guttation ausgezeichnet. Bei den Marantaceen ist sie nur an ganz jungen Blättern zu beobachten; bei den Marsilien ist sie sehr spärlich (vgl. pag. 80).

Das Zurücktreten der Exkretion bei manchen Pflanzen, ihr gänzliches Fehlen bei anderen Arten mit veränderlicher Spreitenanlage — große Mehrzahl der Leguminosen — hatten in mir die Vermutung erweckt, es möchten die nyktinastischen, wie auch die photonastischen und thermonastischen Stellungsänderungen hauptsächlich im Dienste der Regulierung der Transpiration stehen, eine Ansicht, die ich auch heute noch aufrecht erhalten muß. Die von Spanjer (l. c. pag. 74 u. ff.) erhobenen Zweifel über die Berechtigung dieser Auffassung, Zweifel, die er namentlich darauf stützt, daß Ausscheidung und Lageveränderung der Foliola nicht bloß miteinander vikariieren, sondern bei einer und derselben Pflanze nebeneinander vorkommen, kann ich nicht für begründet erachten.

Exkretion und Regulierung der Wasserdurchströmung durch wechselnde Spreitenlage brauchen sich keineswegs gegenseitig auszuschließen, sehen wir doch oft genug die Pflanze verschiedene Mittel und Wege anwenden, die in gleichem Sinne wirksam sind. So wird wohl niemand daran zweifeln, daß gefährlicher Erwärmung besonnter Spreiten, z. B. von Phaseolus, Oxalis, vorgebeugt wird, sowohl durch Einnahme der Profilstellung als durch Umlagerung oder Gestaltsveränderungen der Chlorophyllkörner in den assimilierenden und transpirierenden Zellen.

In meiner früheren Arbeit über Variationsbewegungen habe ich die von Intensität und Richtung der Bestrahlung abhängigen Stellungsänderungen der Blättchen allein als Mittel zur Förderung des Nährsalz-

erwerbs angesehen. Diese Betrachtungsweise verlangt nun eine Ergänzung auf Grund der Beobachtungen, die an normaliter ausscheidenden Blättern bei Lahmlegung der Exkretion gemacht worden sind. Die Folgen verhinderter Ausscheidung, die sich in teilweisem, ja gänzlichem, verfrühtem Absterben von Blättern, ja ganzer Pflanzen äußern können, erwachsen aus einer zuletzt nicht mehr erträglichen Exkretanhäufung. Diese Gefahr dürfte nun besonders zarten Blattspreiten mit geringem Speicherungsvermögen für lösliche Exkrete drohen; am größten wird sie dort sein, wo infolge des Mangels von Exkretionsorganen nächtliche Entsalzung unmöglich ist.

In wirksamer Weise wird dieser Gefahr begegnet durch die Stellungsänderungen der Spreiten gegenüber der Sonnenstrahlung, deren Absorption aufs feinste reguliert werden kann. Je nach Bedarf kann bald eine Steigerung, bald eine Verminderung der Erwärmung erzielt werden. Die Transpiration und mit ihr die Nährsalzzufuhr werden bald gesteigert, bald verlangsamt, wobei zugleich auch die Menge der bei den Umsetzungen abfallenden Exkrete einer Regulierung unterliegen wird. Gefährliche Stoffe werden sich in geringeren Mengen einstellen und nach Bedarf aus den Spreiten entführt, anderwärts gespeichert oder vielleicht gar durch die Wurzeln aus der Pflanze hinausgeschafft werden können. Die in der Frühe und in den Abendstunden von den Variationsblättern vieler Pflanzen (Kleearten, Luzerne u. a. m.) eingenommene Flächenstellung der Foliola senkrecht zur Sonnenstrahlung sichert intensive Assimilation bei, infolge noch geringer Luftwärme, mäßiger Transpiration und Salzzufuhr. Die bei steigender Sonnenhöhe sich allmählich einstellende Profilstellung setzt beide Vorgänge herab. Hier darf nicht unerwähnt bleiben, daß bei manchen Papilionaceen ohne Schlafstellung und ohne phototropische Variationsbewegungen die Foliola bei intensiver Besonnung sich steil aufrichten und unter Umständen völlige Profilstellung einnehmen: Ervum lens, Vicia sativa, V. sepium, sich also vor starker Bestrahlung zu schützen vermögen.

Da die beweglichen Blättchen nicht auf Flächen- und Profilstellung beschränkt sind, sondern je nach der Intensität der Bestrahlung auch zwischen beiden Extremen vermittelnde Lagen einnehmen, so ist eine feine Regulierung von Belichtung und Erwärmung möglich und hierin glaube ich den hauptsächlichen Sinn dieser für den Fortschritt unserer Kenntnisse in der Bewegungsphysiologie so wichtig gewordenen Variationsbewegungen erblicken zu müssen. Besonders einleuchtend ist der Nutzen der feinen Abstufung in der Ausnutzung der Bestrahlung dort,

wo Exkretionsorgane fehlen; ihre Gegenwart läßt sich jedoch gleichfalls verstehen bei Blättern mit sehr leistungsfähigen Exkretionsorganen (Oxalis, Phaseolus), wenn man bedenkt, daß auch hier zur Zeit stärkster Transpiration, wo an besonnten Blättern die Exkretion stille steht, durch Einnehmen der Profilstellung die Wasserdurchströmung und mit ihr die Salzzufuhr und die daran sich knüpfende Exkretanhäufung verlangsamt werden.

Es muß zugegeben werden, daß die hier vertretene Auffassung zunächst nur erdacht ist, und experimentelle Belege für deren Richtigkeit vor der Hand nicht erbracht werden können. Auch ergeben sich schon aus der vergleichend biologischen Betrachtung mancher Pflanzen Schwierigkeiten, deren eventuelle Hebung zahlreiche eingehendere Untersuchungen erforderlich erscheinen läßt.

Die große Mehrzahl der Leguminosen vermag überschüssiges Kalzium als Oxalat festzulegen und so wenigstens einen Stoff aus dem Betriebe zu beseitigen. Dieses feste Innenexkret fehlt nun in den Blättern einer Reihe von Papilionaceen, und zwar nicht nur bei dem reichlich ausscheidenden Parochetus communis (vgl. pag. 79), der das Kalzium nach außen befördert, sondern auch bei Arten, bei welchen ich vergeblich nach Wasserdrüsen gesucht habe: z. B. Lupinus luteus, L. polyphyllus, Amicia zygomeris, Pisum sativum, Sarothamnus scoparius, Cytisus laburnum.

Von den zahlreichen zu beantwortenden Fragen seien nur einige angedeutet. Sind diese Gewächse besonders befähigt, größere Mengen gelöster Kalziumverbindungen ohne Beeinträchtigung ihrer Leistungen zu speichern? Nehmen bei ihnen vielleicht die Wurzeln weniger davon auf als bei denjenigen, welche das Kalzium an Oxalsäure binden oder wird der Überschuß durch die Wurzeln beseitigt? Kommt die bei Papilionaceen verbreitete Mykotrophie als die Salzaufnahme mäßigende Einrichtung in Betracht? Die Wurzeln von Amicia fand ich schon in früher Jugend stark verpilzt. Gerade diese Pflanze, die so rasch die Lage ihrer Foliola ändert bei Änderungen des Strahlengangs oder der Belichtungsstärke — kann man ja doch bei ihr schon in den Morgenstunden nyktinastische Bewegungen veranlassen — dürfte ein ausgezeichnetes Versuchsobjekt abgeben.

Die Papilionaceen, welche dank der dauernden Beweglichkeit ihrer Spreiten das Licht so fein auszunutzen verstehen, sind auch durch die Befähigung ihrer Wurzeln, das Substrat auszunutzen, in hohem Grade ausgezeichnet. Den Landwirten ist bekannt, daß die Leguminosen befähigt sind, sich leichter als z. B. die Gramineen, die

schwerer löslichen Mineralbestandteile des Bodens anzueignen. Lemmermann, in dessen Arbeit[1]) die älteren Beobachtungen der Agrikulturchemiker zusammengestellt sind, führt diese Fähigkeit auf die starke Azidität der Wurzeln zurück. Es würde zu weit führen, auf diese in vollem Fluß befindliche Frage einzugehen[2]). Denkbar wäre es, daß den Wurzeln von nicht ausscheidenden Leguminosen nicht nur ein hervorragendes Aufschließungsvermögen zukommt, sondern auch ein gesteigertes Auswahl-, vielleicht auch Ausscheidungsvermögen im Dienste der Exkretbeseitigung eigen ist.

Goebel[3]) hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß die primäre Funktion der Gelenke in erster Linie die von Entfaltungsorganen gewesen sei und sich ihr erst nachträglich andere Funktionen, wie die der Variationsbewegung zugesellt haben, Seiner Auffassung, daß sie zunächst „zufälliger"weise Organe für Variationsbewegung geworden sein sollen, kann ich mich jedoch nicht anschließen. Der Entwicklungsgang, den die Gelenke in dem Verwandtschaftskreis der Leguminosen und auch bei anderen Pflanzen eingeschlagen haben, und der sie zu so feiner Regulation der Ein- und Ausstrahlung der Sonnenenergie werden ließ, kann kein „zufälliges" Geschehen gewesen sein. Wenn die Fähigkeit der Spreiten unter der Einwirkung von Reizen (Licht, Schwerkraft usw.) bestimmte Stellungen einzunehmen bei der Mehrzahl der Pflanzen mit dem Aufhören des Wachstums erlischt, aber bei Leguminosen, Oxalideen, Marantaceen usw. so lange erhalten bleibt, als das Blatt seine Ernährungstätigkeit ungeschwächt fortsetzt, so müssen bei diesen Gewächsen Vorteile mit dieser dauernden Beweglichkeit verbunden sein. Sie sind hier — man erlaube mir einen bei der jetzigen, hoffentlich bald wieder überwundenen Zeitströmung, wenig beliebten Ausdruck zu gebrauchen — auf dem Weg der natürlichen Auslese gezüchtet worden, aber dort nicht zur Ausbildung gelangt, wo andere Mittel und Wege sie überflüssig machten.

Ich hoffe daß es mir gelungen ist, wenigstens wahrscheinlich zu machen, welche Bedürfnisse den eigenartigen Bau der Variationsgelenke sowie ihr physiologisches Verhalten gewissermaßen „herausgelockt" haben:

---

1) Lemmermann, O., Untersuchungen über einige Ernährungsunterschiede der Leguminosen und Gramineen und ihre wahrscheinliche Ursache. Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1907, Bd. LXVII.

2) Kappen, H., Untersuchungen an Wurzelsäften. Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1917, Bd. XCI.

3) Goebel, K., Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. Biolog. Zentralblatt 1916, Bd. XXXVI, pag. 86.

feinste Regulierung der Transpiration im Interesse von Nährsalzversorgung und der Vermeidung der Ansammlung von Exkreten. Den Leguminosen fehlen mit nicht zahlreichen Ausnahmen Organe für die Exkretentfernung. Wo letztere vorkommen, fehlt bei vielen Arten die Variationsbewegung (Lathyrus, Vicia-Arten), die, wie erwähnt wurde, höchstens bei intensiver Besonnung ihre Foliola steil aufrichten. Es gibt zwar auch Pflanzen, zum Teil solche mit reichlicher Ausscheidung (Oxalis, Parochetus, Phaseolus), deren Blätter Variationsbewegungen ausführen, was als Beweis gegen unsere Ausführung geltend gemacht werden kann. Hiergegen läßt sich wieder einwenden, daß wichtige Funktionen in verschiedener Weise gefördert werden können, was für die angeführten Arten von besonderer Bedeutung sein dürfte. Die Variationsbewegungen stehen nach unserer Auffassung in erster Linie im Dienste der Nährsalzökonomie; andere Funktionen, wie die des Schutzes gegen Tierfraß (Mimosa pudica) sind erst später erworben worden.

Zusammenfassung. Bei der Beurteilung der physiologischen Bedeutung der Variationsbewegungen ist auch die Exkretfrage zu berücksichtigen. Da die Ausscheidungsfähigkeit vielen Blättern mit veränderlicher Lage ganz abgeht, bei anderen nur sehr schwach ist, so muß eine zu starke Zufuhr von Nährsalzen im Dienste der Verhinderung übermäßiger Exkretanhäufung vermieden werden. Dies ist ermöglicht durch die äußerst feine, die Transpirationgröße beeinflussende Regulierung der Strahlenaufnahme, die durch wechselnde Stellung der Spreiten zum Strahleneinfall mit ihren beiden Extremen, der Flächen- und Profilstellung erreicht wird.

Die dank der Schlafstellung verminderte, oft auch ganz verhinderte Betauung der vorwiegend Spaltöffnungen führenden Spreitenseite fördert schon in den frühen Morgenstunden, bei noch niederem Sonnenstand, die Ernährungstätigkeit gerade zu der Tageszeit, wo erfahrungsgemäß die Kohlenstoffassimilation besonders erheblich ist. Zu den günstigen Assimilationsbedingungen gesellt sich die den Transpirationsstrom begleitende gemäßigte Nährsalzzufuhr.

XI. Beziehungen zwischen Blütenmerkmalen und Ausscheidungsvermögen.

In einem früheren Abschnitt (pag. 27) wurde auf die Beziehungen hingewiesen, die zwischen der Ausscheidung und der Ergiebigkeit von Ernährung und Wachstum bestehen. Raschwüchsigkeit, die reiche Ernährungstätigkeit voraussetzt, findet sich, wenn wir von den Holzgewächsen absehen, ganz vorwiegend bei Gewächsen mit kräftiger Außenexkretion, da durch letztere nicht nur die Nährsalzaufnahme begünstigt, sondern auch die rasche Entfernung von störendem Abfällen des Stoffwechsels ermöglicht wird. Trägwüchsigkeit ist dagegen oft mit mangelnder Exkretion verknüpft. Es wurde auch darauf hingewiesen, daß mit wenigen Ausnahmen die der Ernährung von Menschen und Haustieren dienenden Nutzpflanzen durch kräftige Außenexkretion ausgezeichnet sind. Wenn gewisse Pflanzen, wie die Papilionaceen der Gattungen Pisum, Lupinus (?) trotz mangelnder Ausscheidungsorgane durch rege Ernährungstätigkeit hervorragen, so wird dies begreiflich aus ihrer Fähigkeit, mit Bakterienhilfe sich den Luftstickstoff anzueignen, wodurch sie der Notwendigkeit, ihn in Gestalt von Bodensalzen zu erwerben, mehr oder weniger enthoben sind. Die Aufnahme der übrigen Nährsalze dürfte bei ihnen (vgl. das vorige Kapitel) durch besonders entwickelte Leistungsfähigkeit der Wurzeln gewährleistet sein.

Abgesehen von derartigen Ausnahmen bedingt reiche Ausscheidung eine Förderung der Nährsalzaufnahme und ist damit die Voraussetzung einer kräftigen Gesamternährung und eines regen Wachstums. Es entsteht somit die Frage, ob Folgen dieser günstigen Verhältnisse bloß in den Vegetationsorganen oder auch in gewissen Eigenschaften der Fortpflanzungswerkzeuge zutage treten. Man denke an die bei verschiedenen Pflanzen so wechselnden Pollenmengen, die zur Sicherung der Bestäubung erzeugt werden, einerseits an die in dieser Hinsicht so äußerst sparsamen Orchideen, andererseits an die überaus verschwenderischen Windblütler (Gramineen, Cyperaceen, Urticaceen usw.). Warum können die letzteren so überreiche Mengen von Blütenstaub erzeugen, warum sind die ersteren so haushälterisch? Auf blütenbiologische Erörterungen — Sicherung der Übertragung der Pollenmassen auf die Narben durch bestimmte oder doch nur wenige Insektenarten bei den Orchideen, während bei den Windblütlern das Erreichen dieses Ziels fast völlig dem Zufall überlassen scheint — brauchen wir uns hier nicht einzulassen. Uns interessieren hier bloß

die ernährungsphysiologischen Tatsachen, die bei der Beurteilung des so verschiedenen Verhaltens zu berücksichtigen sind.

Beim Betreten des hier zu behandelnden Gebiets muß eingestanden werden, daß die vergleichend biologischen Betrachtungen zum Teil auf recht unsicheren Grundlagen beruhen. Wenn von spärlichen, mittleren, großen Pollenmengen gesprochen wird, so beruht dies bloß auf ungefähren Schätzungen und nicht auf Zählungen oder Wägungen der in den Blüten erzeugten Pollenmassen. Aber selbst, wenn solche Feststellungen vorlägen, so würden sie nicht ausreichen; es wäre vielmehr eine genauere Kenntnis der Mengen der für die Pollenbildung wichtigsten Stoffe — Stickstoff, Phosphor, Kalium, Magnesium — notwendig. Außerdem wäre es erforderlich näheres zu wissen über den Aufwand an wichtigen Stoffen, welche die Ausbildung der zu bestäubenden weiblichen Organe beansprucht. Es liegt nahe anzunehmen, daß die Pollenbildung fast stets eine größere Ausgabe an wertvollen Stoffen beansprucht als die Bildung der Embryosäcke mit ihren Einschlüssen. Am größten ist wohl im großen ganzen das Mißverhältnis bei Windblütlern, bei den Insektenblütlern nimmt es ab von den Pollenblütlern zu den Nektarblütlern und erreicht, wenn wir von den Kleistogamen absehen, seinen geringsten Wert bei den Orchideen und vielleicht auch bei den Asclepiadeen, wo die gesamte zusammenhängende Pollenmasse dank besonderer Vorrichtungen auf die Narben übertragen wird, wodurch einer möglichst großen Körnerzahl ermöglicht ist, ihre Aufgabe zu erfüllen.

Es sei nun der Versuch gewagt, die Beziehungen zwischen Ernährungsverhältnissen und Pollenmengen an einigen besonders deutlichen Beispielen zu verfolgen. Wir wählen zum Ausgangspunkt die in so vielen Beziehungen merkwürdige Familie der Orchideen, wobei wir uns auf genauer bekannte einheimische Arten beschränken. Diese „Luxuspflanzen“ gehören tatsächlich zu den sparsamsten aller Blütenpflanzen. Auffälligkeit, Sonderbarkeit der Blüten mit der hohen Differenzierung gewisser Teile sind nicht ein Ausdruck des Reichtums, des Überflusses an wichtigen Stoffen, sondern einer der Not entspringenden Sparsamkeit in der Verwendung von Stoffen, die sie zudem zumeist nicht aus eigener Kraft, sondern durch Vermittelung symbiontischer Pilze erwerben müssen.

Das äußerst sparsame Haushalten der Orchideen mit den einmal erworbenen Stoffen zeigt sich ja schon deutlich genug in dem Verhalten der dem Tode verfallenden Teile. Kein Glied wird abgestoßen. Knollen, Laub- und Perigonblätter bleiben im Verband der

ausdauernden Teile bis zum langsam vor sich gehenden, die Auswanderung wertvoller Bestandteile sichernden Absterben.

In den Blüten äußert sich, wie bekannt, diese Sparsamkeit in den beiderlei Geschlechtsorganen: in den weiblichen darin, daß die Samenanlagen sich erst nach vollzogener Bestäubung ausbilden, in den männlichen in den äußerst mannigfaltigen Einrichtungen, welche die Bestäubung durch Insekten sichern und zum Erfolg haben, daß verhältnismäßig nur wenig Pollenkörner ihren Bestimmungsort nicht erreichen. Als in dieser Richtung fortgeschrittenste Einrichtung wird man wohl diejenige bezeichnen dürfen, wo die gesamte Pollenmasse des einzig fruchtbaren Staubblattes, also ohne notwendigen Verlust, auf die Narbe übertragen wird. Bezeichnenderweise findet sich diese Einrichtung, bei welcher durch einen einzigen Insektenbesuch die Bildung äußerst zahlreicher Samen gewährleistet wird, bei allen unseren echten Knollenorchideen der Tribus der Ophrydeae. Es wäre eine dankbare Aufgabe, deren Durchführung hier zu weit führen würde, bei unseren anderen einheimischen Orchideen, insbesondere denen mit Rhizomen, dem Zusammenhang zwischen Pollenbeschaffenheit und den verschiedenen Eigenschaften der Vegetationsorgane — Transpirationsgröße, Fehlen oder Vorkommen von Ausscheidung, Wurzelverpilzung, Vegetationsdauer — nachzugehen.

In der Familie der Asclepiadeen, wo ähnlich weitgehende Anpassungen an Insektenbesuch vorkommen, sind die fünf sitzenden Stamina gleichfalls mit dem Stempel zu einem Gynostemium verbunden, die Pollenkörner zu wachsartigen Pollinien ausgebildet, so daß auch hier die gesamte Pollenmasse, dank besonderer sehr kunstvoller Einrichtungen, durch Insekten auf die belegungsfähigen Narbenflächen übertragen werden. Wie bei den Orchideen mit analogen Einrichtungen ist also die Übertragung der gesamten geringen Pollenmasse auf die Narbe gesichert, wodurch extreme Sparsamkeit in der Erzeugung und Verwertung von Pollen erreicht wird. Trägwüchsigkeit ist innerhalb der Familie der Asclepiadaceen sehr verbreitet: Wüstenbewohner mit weitgehender Blattverkümmerung, Epiphyten sind in reicher Zahl bekannt; daneben fehlt es aber nicht an stattlichen Lianen und raschwüchsigen Stauden, wie unser Vincetoxicum und die bei uns hier und da verwilderte Asclepias Cornuti Dec. Die beiden zuletzt genannten Arten blühen auch reichlich, erzeugen aber im Vergleich zu anderen sonst ähnlichen Stauden nur geringe Pollenmengen, was auf Zurückhaltung beim Verbrauch wertvoller Salze hinweist. Wie bei den Orchideen dürfte auch bei den Asclepiadeen die eigen-

artige Ausbildung der Antheren mit ihrem Inhalt und die damit verknüpften Einrichtungen zur Sicherung der Bestäubung vor sich gegangen sein aus Gründen der Nährsalzökonomie. Zum vollen Verständnis der Geschehnisse wäre hier, wie in anderen ähnlichen Fällen, erforderlich die genauere Kenntnis der phyletischen Entwicklung dieser Gewächse und der ökologischen Umstände, die hierbei mitgewirkt haben. Das sind aber unerfüllbare Wünsche. Nahe liegt auch hier die Annahme, daß die Einschränkung in der Pollenerzeugung sich im Zusammenhang mit erschwertem Nährsalzerwerb entwickelt haben mag. Ist aber einmal eine so spezialisierte Einrichtung entstanden, so wird sie nicht wieder aufgegeben, auch wenn bei geänderter Lebensweise die Umstände, die sie veranlaßt haben, in Wegfall kommen. So wäre zu begreifen, daß die starke Einschränkung in der Pollenerzeugung sich auch bei raschwüchsigen Asclepiadeen findet, verhalten sich ja überhaupt die Pflanzen viel konservativer im Bau der Blüten als in dem der Vegetationsorgane. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß auch bei raschwüchsigen Asclepiadeen sich Merkmale finden, die auf erschwerten Nährsalzerwerb hinweisen. Guttation habe ich bisher bei keiner Pflanze dieser Familie gefunden, insbesondere sie auch bei Keimlingen von Vincetoxicum officinale, Asclepias vermißt. Ein anderes Merkmal für Blätter mit geringer Wasserdurchströmung und erschwertem Nährsalzerwerb kennen wir in der Zuckerblätterigkeit, während Stärkespeicherung besonders bei stark transpirierenden Pflanzen zu finden ist. In den Blättern der mir zur Verfügung stehenden im Freiland des Gartens wachsenden Asclepiadeen fand ich unter günstigsten Assimilationsbedingungen keine Spur von Stärke in den grünen Zellen der Blätter von Asclepias Cornuti, A. incarnata; sie war mehr oder weniger reichlich vorhanden bei drei Cynanchum-Arten, Periploca graeca, wie auch in dem Assimilationsgewebe der Blätter der Dischidia bengalensis, der sukkulenten Achsen von Stapelia spec. Mykotrophie, die gleichfalls häufig bei Gewächsen mit geringer Nährsalzbilanz vorkommt, gibt Busich[1]) an für Stapelia, Hoya, Periploca; nicht gefunden hat er sie u. a. bei Asclepias Cornuti, bei der auch ich, wie auch bei A. tuberosa, A. incarnata vergeblich nach Wurzelverpilzung gesucht habe.

Die Beziehungen zwischen Sparsamkeit in der Pollenbildung und Eigentümlichkeiten, die gewöhnlich mit geringer Transpiration Hand in

---

1) Busich, E., Die endotrophe Mykorhiza der Asclepiadaceen. Verh. d. K. K. zool. bot. Gesellsch. Wien 1913, Bd. LXIII.

Hand gehen, sind also, soweit sich nach diesen wenigen Daten beurteilen läßt, bei weitem weniger ausgeprägt als bei den Orchideen.

Wir wenden uns nun Pflanzen mit weniger einseitiger Ausbildung der Blüten und insbesondere des Pollens zu, und versuchen festzustellen, ob auch hier in manchen Fällen erkennbare Beziehungen zwischen Pollenmenge und Exkretion vorhanden sind. Rosaceen und Leguminosen, die auf Grund wesentlicher Züge des Blütenbaues in nahe verwandtschaftliche Beziehungen gebracht und als Rosales zusammengefaßt werden, unterscheiden sich voneinander sowohl durch gewisse Merkmale der Vegetationsorgane als auch durch solche im Blütenbau. Die Blüten der Rosaceen sind strahlig (actinomorph), diejenigen der Leguminosen, mit Ausnahme der Mimosaceen ausgeprägt zygomorph. Falls man nach der üblichen Anschauungsweise beide Gruppen auf gemeinsame Stammformen zurückzuführen geneigt ist, so hätte die phyletische Entwicklung in beiden Gruppen verschiedene Wege eingeschlagen, die, wieder nach einer verbreiteten Anschauungsweise, als in bestimmter Richtung vor sich gehend betreten worden wären. Auf die verschiedenen bei derartigen Spekulationen gebrauchten Ausdrücke (Orthogenese, Zielstrebigkeit, Entwicklungstendenzen usw.) braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Bloß ein Gedanke sei hier ausgesprochen, daß nämlich die Entwicklungsrichtung nicht durch ein zu erreichendes Ziel gesteckt zu sein braucht, wohl aber durch den bereits ausgebildeten Komplex von Eigenschaften, der gewisse Entwicklungsmöglichkeiten gestattet hat, andere dagegen erschwert oder gar völlig ausschließen mußte. Von entscheidender Bedeutung dürfte nun gewesen sein das verschiedene Verhalten der Gewächse beider Familien in bezug auf Nährsalzerwerb und Beseitigung der Exkrete. Die Rosaceen, insbesondere die krautigen, kennzeichnen sich wie schon hervorgehoben durch reiche, durch Wasserspalten vermittelte Exkretion als Gewächse mit ungehemmter Nährsalzversorgung und Exkretbeseitigung. Den Leguminosen fehlen Wasserspalten vollständig; Exkretion durch Wasserdrüsen findet sich, worauf schon wiederholt hingewiesen worden ist, bei nicht wenigen Arten; mit wenigen Ausnahmen ist sie aber weit weniger ergiebig als bei den Rosaceen derselben Standorte. Dieser Nachteil wird nun ausgeglichen durch die andauernde Fähigkeit, die Lage der Spreiten zu ändern, sie in jeweils günstige Stellungen zum Einfall der Strahlen zu bringen, also bald schwache Strahlung gehörig auszunutzen, bald die nachteiligen Wirkungen zu starker Zufuhr zu vermeiden. Dank der Ausnutzung stickstoffbindender Bakterien sind sie der Notwendigkeit enthoben, den

Stickstoff aus Bodensalzen zu entnehmen; es kann sich die Wurzeltätigkeit auf die Aneignung der übrigen Nährsalze beschränken. Immerhin liegt die Annahme nahe, daß bei ihnen der Nährsalzerwerb sich schwieriger gestalten wird als bei den Rosaceen mit ihrer bei Tag und Nacht ungehemmten Wasserdurchströmung. Wäre dem tatsächlich so, so müßten sich die Papilionaceen, auf die wir uns zunächst beschränken wollen, zurückhaltender zeigen im Verbrauch von Nährsalzen als die Rosaceen. Ein Vergleich der Ausbildung der Blütenverhältnisse innerhalb beider Gruppen, insbesondere des Androeceums scheint mir für die Wahrscheinlichkeit dieser Deduktion zu sprechen. Zwar gibt es Rosaceen mit weitgehender Reduktion des Androceums; diese sind aber Ausnahmen, die eine besondere Betrachtung, unter Berücksichtigung ihrer gesamten Biologie erheischen würden. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Rosaceen sind die Staubblätter 2- bis 3- ja 4mal so zahlreich als die Blätter der Blütenhülle, oder gar unbestimmtzählig; das bedeutet also eine reiche Verausgabung von wertvollen Baustoffen zum Zweck der Pollenbildung. Zudem sind die Blüten, die oft in verschwenderischer Fülle entstehen und bei den Bäumen zum größten Teil abfallen ohne Früchte zu liefern, meist offen und einer sehr gemischten Insektengesellschaft — Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren, Coleopteren, Hemipteren — zugänglich, die nicht nur den leicht zugänglichen Honig naschen, sondern auch den reichlich vorhandenen Pollen zum Teil ohne Gegenleistung verschleppen können.

Wie verschieden davon ist doch der Insektenbesuch der zygomorphen Papilionaceenblüten mit dem, falls vorhanden, gut geborgenen Honig und den höchstens 10 Staubblättern, die auch zur Blütezeit umschlossen sind, so daß der Pollen gegen größere, bloß fressende Insekten geschützt ist. Die ganz eigenartigen, hier nicht näher zu besprechenden Einrichtungen, die bloß einer beschränkten Zahl von Besuchern den Zutritt gewähren, sichern die Bestäubung unter Vermeidung von Verschwendung des hier besonders kostbaren Pollens.

Abweichend von den Papilionaceen verhalten sich die Mimosaceen mit ihren aktinomorphen Blüten, langen Filamenten, dem offen daliegenden Pollen, der bei den Formen mit zahlreichen Staubblättern in verschwenderischer Fülle erzeugt und bei manchen Arten durch Pollen sammelnde Insekten ausgebeutet wird. Von den Mimosaceen sind bisher keine Wasserspalten, Wasserdrüsen nur von wenigen bekannt (z. B. Mimosa pudica). Das mit der hier vertretenen An-

schauung anscheinend unvereinbare Verhalten dieser Pflanzen läßt sich meines Erachtens verstehen, wenn man die klimatischen Bedingungen berücksichtigt, denen die Mimosaceen in ihren Heimatländern ausgesetzt sind. Sie bewohnen offene Landschaften der tropischen und subtropischen Gebiete, in denen eine reiche Transpiration die Zufuhr von Nährsalzen begünstigt. Die Beseitigung gefahrdrohender mineralischer Exkrete wird, in vielen Fällen wenigstens, durch die an den Blättern sitzenden extrafloralen Nektarien übernommen.

Es steht zu erwarten, daß Gewächse, die große Mengen von Pollen erzeugen, durch rege Wasserdurchströmung hervorragen und in der Regel mit Exkretionsorganen versehen sein werden. Diese Regel wird am ehesten bei Einjährigen erfüllt sein, Ausnahmen werden voraussichtlich häufiger bei ausdauernden krautigen, noch mehr aber bei Holzgewächsen zu finden sein.

Von einjährigen Pollenblättern sind die überreich pollenbildenden Papaver-Arten mit Wasserspalten versehen; das gleiche gilt von den einjährigen Anemophilen Mercurialis annua, Urtica urens, Cannabis sativa, Amarantus retroflexus, den Gräsern.

Bei den ausdauernden krautigen Pollenblütlern und Windblütlern ist gleichfalls, mit Ausnahme einiger Xerophyten, starke Ausscheidung zu beobachten. Von den nektarlosen Pollenblütlern der Gattungen Hypericum, Spiraea, Chelidonium, Thalictrum, von Anemone nemorosa, A. ranuncoloides, A. silvestris ist Ausscheidung durch Wasserspalten festgestellt. Zweifelhaft ist sie für Pulsatilla vulgaris; sie fehlt bei den gleichfalls xerophilen Adonis vernalis, Paeonia officinalis, der aber zur Exkretbeseitigung die auf den Kelchblättern sitzenden extrafloralen Nektarien zur Verfügung stehen. Von ausdauernden Windblütlern zeigen reiche Ausscheidung die Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, Rumex, Litorella, Myriophyllum usw. Krautige, echte Windblütler — von den in dieser Hinsicht zweifelhaften Chenopodiaceen kann hier abgesehen werden — ohne Exkretion sind mir nicht bekannt.

Bei Holzgewächsen, denen viel häufiger als Kräutern äußere Exkretionsorgane fehlen, ist oft Anemophilie mit Ausscheidungsfähigkeit vereint: Corylus, Alnus, Betula, Ulmus, Platanus, Juglans, Populus. Bei P. tremula fehlen zwar Wasserspalten an den adulten Zitterblättern, die dafür aber vereinzelt Nektarien besitzen. Vollständig fehlen Wasserspalten bei sämtlichen Coniferen, bei Quercus, Fagus, Fraxinus; bei Carpinus sind sie nach Spanjer (l. c. Bot. Zeitung 1898, pag. 39) meist rudimentär und nur wenig leistungsfähig.

Das von den Kräutern abweichende Verhalten vieler Holzgewächse wird verständlich bei Berücksichtigung ihres Baues und der Bedingungen, denen ihre Blätter ausgesetzt sind. Günstige Umstände für die Ausscheidung dürften bei ihnen viel seltener — etwa bei anhaltender Beregnung — verwirklicht sein als bei den Kräutern, deren Blätter, dank ihrer geringeren Entfernung vom Boden, sich mit Tau bedecken und kraft ihrer Saftfülle allnächtlich Exkrete zu beseitigen vermögen. Dafür stehen den Holzgewächsen in reichem Maße Speicher zur Verfügung, die sowohl zur Aufbewahrung von wieder zu verwendenden Baustoffen als auch als Ablagerungsstätten für die aus den Orten lebhaften Betriebes zu entfernenden Exkrete dienen, deren Anhäufung bei den in dieser Hinsicht weniger gut ausgestatteten Kräutern, insbesondere den einjährigen, eher schädliche Folgen zeitigen könnte. Die starke Speicherungsfähigkeit gestattet den Holzgewächsen, wie auch ausdauernden Kräutern, eine lang fortgesetzte Anreicherung an den zum Blühen und Fruchten erforderlichen Stoffen. Führt deren Verbrauch zur Verarmung, so wird das Blühen und Fruchten nicht alljährlich, sondern nach kürzeren oder längeren Unterbrechungen erfolgen. In dieser Beziehung besteht ein zwar nicht durchgreifender, aber doch bemerkenswerter Unterschied zwischen anemophilen und entomophilen Holzgewächsen. Letztere, man denke an unsere Obstbäume, blühen alljährlich, allerdings meist nur spärlich nach vorhergegangenem reichen Fruchtertrag; falls es doch zu einem anscheinend befriedigenden Blütenflor kommt, fallen infolge der Erschöpfung an Reservestoffen die jungen Früchte ab. Zu völligem Aussetzen des Blühens kommt es jedoch durchweg bei den Insektenblütlern nicht. Mittelernten können auf kräftigem Boden wiederholt aufeinander folgen. Nach Büsgen's[1]) Zusammenstellung fruchten von entomophilen Waldbäumen Bergahorn und Spitzahorn jährlich, Feldahorn seltener, Linde fast alljährlich.

Bei manchen Windblütlern tritt dagegen reiches Fruchten, das auch hier in hohem Maße von äußeren Umständen abhängig ist, oft erst nach längeren Zeiträumen ein. Am auffälligsten verhält sich in dieser Beziehung die Buche, die je nach dem Standort und dem Wetter alle 5—8 Jahre, mitunter aber auch 2 Jahre hintereinander fruchtet. Nach Th. Hartig[2]) geht den Jahren gänzlichen Ausfalls in der Regel gänzlicher Mangel der Blütenknospenbildung voran. Bei der Eiche

---

1) Büsgen, M., Bau und Leben unserer Waldbäume, 2. Aufl. Jena 1917, pag. 297.

2) Hartig, Th., Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands, 1851, pag. 156.

(Q. pedunculata) wiederholen sich unter günstigen Verhältnissen die Samenjahre in Zeiträumen von 3—4 Jahren; doch ist gänzliches Fehlschlagen selten. Reiches Fruchten stellt sich dagegen ein bei der Ulme jedes zweite Jahr, bei Erle und Birke jedes Jahr, desgleichen wohl auch bei den Pappeln.

Verschiedene Umstände werden zu berücksichtigen sein bei der Erklärung der erwähnten Unterschiede. Neben der Nährkraft des Substrats werden Samengröße und mancherlei andere Dinge in Betracht kommen. Daß z. B. jene nicht allein maßgebend sein kann, zeigen einerseits die entomophile Roßkastanie, die von allen unseren Bäumen die größten Samen oft in erheblichen Mengen trägt und trotzdem alljährlich mehr oder weniger reichlich zum Blühen und Fruchten gelangt, andererseits der starke Transpiration mit Wasserspaltenexkretion vereinigende anemophile Walnußbaum, der in jedem zweiten oder dritten Jahr reichlich Früchte hervorbringt.

Wenn auch bei den Holzgewächsen die Beziehungen zwischen Anemophilie und starker, mit Exkretion verbundener Transpiration nicht so scharf als bei den Kräutern hervortreten, so sind solche doch unverkennbar vorhanden. Buche und Eiche, die am längsten mit den Blüten auszusetzen pflegen, stehen, worauf schon das langsamere Welken und Vertrocknen abgetrennter Blätter hinweist, den anderen häufiger blühenden anemophilen Bäumen im Wasserverbrauch nach, so der Erle, Birke, Ulme, Pappel, denen allen außerdem Ausscheidungsvermögen zukommt. Letzteres geht allen Coniferen ab; unter ihnen ist es die winterkahle Lärche, die sich in bezug auf Transpirationsgröße den Laubhölzern anschließt, mithin die wintergrünen Arten beträchtlich übertrifft, welche allein durch fast alljährliches reiches Fruchten ausgezeichnet ist.

Das Ergebnis unserer Betrachtungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß das im Blühen und Fruchten gegensätzliche Verhalten von Entomophilen und Anemophilen, wie auch die Unterschiede innerhalb der letzten Gruppe in naher Beziehung zum Nährsalzerwerb stehen. Die geringere Verausgabung wertvoller Stoffe gestattet den verhältnismäßig geringere Pollenmengen bildenden Entomophilen alljährliches Blühen; den meisten verschwenderisch Blütenstaub erzeugenden Anemophilen sind hierin Unterbrechungen auferlegt, die kürzer ausfallen oder gar unterbleiben können bei Arten mit stärkster Wasserdurchströmung. Bei schwächer verdunstenden Bäumen können sich diese Unterbrechungen, insbesondere auf nährstoffarmen Böden, auf mehrere Jahre erstrecken.

Der großen Verschwendung in der Pollenerzeugung steht bei den Windblütlern Sparsamkeit in der Samenknospenzahl gegenüber. Trotz der für den Pollenabfang günstigen Narbenbeschaffenheit dürfte die ganz dem Zufall überlassene Bestäubung oft ausbleiben, eine solche durch mehrere oder gar viele Pollenkörner weit seltener als bei Insektenblütlern vorkommen. Unter solchen Umständen ist eine Vermehrung der weiblichen Blüten mit Verminderung der Samenknospenzahl von Vorteil. Dies bedeutet nicht nur eine größere Wahrscheinlichkeit der Bestäubung, sondern auch eine Ersparnis, die auch bei Gewächsen mit reicher Nährsalzaufnahme von Wert sein kann. Am deutlichsten tritt dies wieder hervor bei einjährigen und ausdauernden Kräutern, weniger bei Holzgewächsen.

In der Tat sinkt bei krautigen Gewächsen die Zahl der Samenknospen im Fruchtknoten meist auf eins herab: Cyperaceen, Gramineen, Urtica, Cannabis, Humulus, Rumex, Poterium sanguisorba, Hippuris.

Sind die Früchte mehrfächerig, wobei die Zahl der Fächer stets eine geringe ist (Myriophyllum, Triglochin, Potamogeton, Sparganium, Mercurialis), so enthält jedes Fach fast stets nur eine Samenknospe. Größer ist allerdings deren Zahl in der Regel bei den Plantagineen, die (vgl. Engler-Prantl, Pflanzenfamilien) im Allgemeinen der Bestäubung durch Wind angepaßt sind, wo es aber nicht, — z. B. bei Plantago — an Übergängen zur Entomophilie fehlt. Die Zahl der Fächer des Fruchtknotens beträgt zwei bis vier; die Zahl der Samen ist ähnlichen Schwankungen unterworfen und kann bis auf zwei herabsinken. Diese Mindestzahl findet sich zwar auch bei ausdauernden Arten, so bei der entschiedener windblütigen Plantago lanceolata, scheint aber besonders bei einjährigen Arten verbreitet zu sein. Zu einsamigen Nüßchen ist es bei der ausgeprägt anemophilen Litorella gekommen, die zugleich, wie so viele andere Windblütler, Schließfrüchte trägt.

Sehr lehrreich ist die Familie der Juncaceen, die eine eingehendere vergleichend biologische Behandlung verdient. Sie erinnern zwar durch ihr Äußeres und die Gestalt ihrer Vegetationsorgane an die Gräser und die Cyperaceen, stehen aber durch den Bau ihrer Geschlechtsorgane den Liliaceen viel näher und erscheinen als eine primitive Form dieses Typus. (Fr. Buchenau in Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. II, 5. Abt., pag. 4).

Bei der Gattung Juncus ist wie bei Plantago Windblütigkeit mit Mehrsamigkeit der Kapselfächer verbunden, während bei Luzula der einfächerige Fruchtknoten bloß drei Samen enthält.

Die Unterschiede in der Samenzahl zwischen den einsamigen Cyperaceen und Gramineen und den Juncaceen könnten darauf beruhen, daß letztere eine später entstandene Abzweigung von entomophilen Liliifloren darstellen und infolgedessen in bezug auf Samenzahl noch ursprünglichere Verhältnisse bestehen.

Wenn anch die Juncaceen noch nicht das extrem ausgeprägte Merkmal der Anemophilen — einsamige Schließfrucht — zeigen, so sind sie doch in bemerkenswerter Weise verschieden von den entomophilen Liliifloren durch die Beschaffenheit ihrer Vegetationsorgane. Sie gehören mit den Gramineen und Cyperaceen zu den Pflanzen mit reicher Bewurzelung, ergiebiger Transpiration, raschem Wachstum der oft weit kriechenden Rhizome und Ausläufer. Wurzelverpilzung scheint bei den Juncaceen vollständig zu fehlen; selbst in nährsalzarmen Torfmooren, ja auf humusreichem Waldboden habe ich bei Arten der Gattungen Juncus und Luzula vergeblich nach Mykorrhizen gesucht. Sie dürften also selbst auf ärmeren Böden in der Lage sein, die notwendigen Nährsalze vollständig zu erwerben, worin sie durch kräftige Ausscheidung der Blätter, in denen sich unter dem Einfluß des Lichtes große Mengen von Stärke speichern, unterstützt werden. Alle diese Eigenschaften ermöglichen einen starken Aufwand von Nährsalzen zur Erzeugung des vielen Blütenstaubs in den meist sehr zahlreichen Blüten.

Wie anders das Verhalten der entomophilen Liliifloren (Liliaceen, Amaryllideen, Irideen) und der Orchideen (vgl. Stahl, Mykorrhizen, pag. 560, 578). Hier finden wir oft schwache Ausbildung des Wurzelsystems, spärliche Behaarung der Wurzeln, geringe durch Mykotrophie ausgeglichene Transpiration; damit verknüpft Zuckerblätterigkeit, oft fehlende Ausscheidung, langsame Erstarkung der Pflanze, oft verbunden mit kurzer Vegetationsdauer. Zwiebel- oder Knollenbildung sind sehr verbreitet, wobei hervorzuheben ist, daß es überhaupt bei Liliifloren, so viel mir bekannt, nirgends zur Entstehung von Windblütlern und auch nicht von einjährigen, nach der Samenreife absterbenden Pflanzen gekommen ist, während letztere in den Familien der Juncaceen, wie auch der Cyperaceen und Gramineen keineswegs fehlen, allerdings nur auf kräftigeren Nährböden, nicht dagegen auf Hochmooren angetroffen werden.

Wenn aus ernährungsphysiologischen Gründen einjährige Gewächse mit Ausnahme nicht selbständiger Arten, die ihren Salzbedarf von den Wurzeln ihrer Wirte beziehen (Rhinanthus, Melampyrum, Euphrasia), von stark durchwurzelten, den Nährsalzerwerb erschwerenden Böden, ja sogar gedüngten Wiesen ausgeschlossen sind oder hier nur auf kahlen Stellen zu gedeihen vermögen, so wird dies ganz besonders für die einjährigen Windblütler gelten (z. B. Urtica urens, Mercurialis annua, Poa annua, Bromusarten usw.) Auch von den ausdauernden krautigen Windblütlern sind viele an kräftigen Boden gebunden (Humulus, Urtica dioica, Parietaria, Rumex), oder, wo dies, etwa bei den Hochmoore bewohnenden Cyperaceen, Gramineen, Juncaceen nicht zutrifft, besorgt extensive Bewurzelung die ersprießliche Ausnutzung des nährsalzarmen Substrats.

Treten innerhalb typischer Insektenblütlerfamilien vereinzelt Anemophile auf, so hat sich diese Abweichung vom Typus bei Gewächsen nährstoffreicher Böden vollzogen (Poterium sanguisorba, Mercurialis perennis, Artemisiaarten, Pringlea antiscorbutica).

Von den angiospermen anemophilen Holzgewächsen sind die meisten einsamig, wenn auch, abweichend von den auf größere Sparsamkeit angewiesenen krautigen Anemophilen, oft eine größere Anzahl von Samenknospen angelegt wird — zwei bei den Betulaceen und Ulmus, vier bei Fraxinus, sechs bei den Cupuliferen —, von denen aber nur eine sich zum in einer Schließfrucht geborgenen Samen ausbildet. Von vornherein einsamig angelegt sind dagegen die Fruchtknoten bei Juglans, Myrica, Morus, Platanus.

In auffallender Weise unterscheidet sich von den genannten Holzgewächsen die Gattung Populus, die Vielsamigkeit mit Anemophilie vereint und unter den Windblütlern eine bemerkenswerte Ausnahmestellung einnimmt. Mit den Weiden sind die Pappeln die hygrophilsten unserer Bäume und durch stärkste Transpiration und Nährsalzzufuhr ausgezeichnet. Sie blühen und fruchten alljährlich und erzeugen äußerst zahlreiche, allerdings winzige Samen. Beträchtlich ist die Samenmenge auch bei den gleichfalls hygrophilen Erlen, Birken und Eschen, weit geringer bei Hasel, Eiche und Buche, die mit trockenem Boden vorlieb nehmen.

Es wird nicht leicht sein, die verwickelten Beziehungen zwischen Samen und Fruchtgröße und den Ernährungsverhältnissen im Einzelnen klarzulegen; hier sollte nur andeutungsweise auf die ökologische Seite des Problems aufmerksam gemacht werden. Auch die alte Streitfrage, ob die Anemophilen mit ihrem einfachen, sicher oft vereinfachten Blüten-

bau als alte ursprüngliche Typen, oder als von höher differenzierten Entomophilen abzuleitende vereinfachte Formen aufzufassen seien, soll nur gestreift werden. Beide Wege mögen von der Natur eingeschlagen worden sein. Auf Grund biologischer Erwägungen bin ich jedoch geneigt anzunehmen, daß, wenn nicht alle, so doch die Mehrzahl der angiospermen Anemophilen aus Entonophilen hervorgegangen ist. Hierfür spricht die schon oft angeführte Verkümmerung und Verdrängung von Samenanlagen und Fruchtknotenteilen. Wenn dies bei krautigen Pflanzen weit seltener vorkommt als bei Holzgewächsen, so dürfte die Erklärung vielleicht darin liegen, daß es bei ersteren rascher zum völligen Schwund nutzloser Gebilde gekommen ist als bei den Holzgewächsen, die dank ihrem ausgiebigeren Speicherungsvermögen konservativer verfahren können und daher besser befähigt sind, rudimentäre, nutzlos gewordene Teile fortzuvererben.

Zusammenfassung. Die durch reiche Ausscheidung begünstigte Nährsalzökonomie — Aufnahme der Salze, Beseitigung der Exkrete — befördert nicht nur die Ernährung der Vegetationsorgane, sondern ist auch auf die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane von nicht geringem Einfluß. Die mit wenigen Ausnahmen nicht ausscheidenden Orchideen und Asclepiadeen, bei denen Mykotrophie und Zuckerblätterigkeit verbreitet sind, zeichnen sich, insbesondere die Orchideen, durch Trägwüchsigkeit aus. Die schwache Nährsalszufuhr gebietet Sparsamkeit in der Verausgabung wertvoller Baustoffe, was denn auch deutlich in dem so eigentümlichen Blütenbau zum Ausdruck kommt. Die gesamte Pollenmasse des meist einzigen Staubblattes kann durch einmaligen passenden Insektenbesuch, auf die Narbe gebracht, die Erzeugung äußerst zahlreicher Samen bewirken. Das entgegengesetzte Extrem bilden die verschwenderisch Pollen ausstreuenden Gramineen, Cyperaceen, Urticaceen und andere krautige Anemophilen, alles Pflanzen mit sehr kräftiger Ausscheidung und leichtem Nährsalzerwerb. Die Schönheit vieler Orchideenblüten ist also nicht ein Ausdruck des Reichtums, sondern der Sparsamkeit. Vom botanischen Standpunkt betrachtet sind also die Orchideen keineswegs Luxuspflanzen.

Die Beziehungen zwischen Guttation und Pollenmengen lassen sich auch in anderen Fällen erkennen. Die Rosaceen mit ihren strahligen, offenen, allerlei Insekten zugänglichen Blüten mit meist reichlicher Pollenerzeugung sind, wenigstens die krautigen Arten, durch starke Guttation ausgezeichnet. Die Papilionaceen, von denen wenige stärker, die meisten nur spärlich oder gar nicht ausscheiden, haben

zygomorphe Blumen mit gut geborgenem Honig und höchstens zehn, auch zur Blütezeit umschlossenen Staubblättern, deren Pollen bloß einer beschränkten Zahl von Insekten zugänglich ist, was eine geringere Verschwendung von Pollen zur Folge hat.

Der Vergleich entomophiler und anemophiler Holzgewächse zeigt, daß erstere jährlich zu blühen vermögen, während den letzteren, die den Pollen in verschwenderischer Fülle erzeugen müssen, darin in der Regel kürzere oder längere Unterbrechungen auferlegt sind.

Auch bezüglich des Gynaeceums bestehen zwischen beiden Gruppen erhebliche Unterschiede, die sich gleichfalls auf ernährungsphysiologische Ursachen zurückführen lassen. Während bei den Anemophilen meist nur eine Samenanlage in der Blüte vorhanden ist, oder von einigen wenigen doch nur eine zur Ausbildung gelangt, sind die Blüten der Entomophilen in der Regel mehrsamig. Das Verhalten der Anemophilen wird verständlich, wenn man bedenkt, daß es ihnen auf diese Weise ermöglicht ist, die Zahl der weiblichen Blüten bedeutend zu vergrößern und damit auch die Zahl der wahrscheinlichen Bestäubungen, die trotz der großen Pollenmengen viel weniger sichergestellt sind als bei den Entomophilen, zu erhöhen. Wie sehr bei allen diesen Fragen ernährungsphysiologische Umstände ins Gewicht fallen, erhellt daraus, daß die hygrophilen, auf kräftigem Boden wurzelnden Pappeln trotz ihrer Windblütigkeit mehrsamig sind, wobei allerdings wieder die Kleinheit der Samen ins Gewicht fällt.

Was endlich die alte Streitfrage über den entwicklungsgeschichtlichen Zusammenhang der anemophilen und entomophilen Formen anbelangt, so sprechen biologische Erwägungen zugunsten der Annahme, nach welcher die meisten Anemophilen von Entomophilen abzuleiten sind.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinen Schülern Dr. Albin Onken, Dr. Günther Schmid, Dr. Emmy Stein, Dr. Hermann Weyland, Dr. Hermann Ziegenspeck, die mir bei einzelnen Untersuchungen halfen oder mich auch sonst aufs bereitwilligste unterstützten, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Jena, im März 1919.

Inhaltsübersicht.

I. **Einleitung** S. 1—5. Innere und äußere Exkretion der Pflanze 1. Das Kalzium als Ausgangspunkt der Untersuchungen; Ca-Oxalat und N-Assimilation 2. Nitratzerlegung bei Luftabschluß (Wasserpflanzen, Viscum, Dianthus) 3. Zusammenfassung 5.

II. **Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an Oxalsäure** S. 6—16. Der Sinn der Oxalatbildung 6 ff. Versuche mit künstlicher Zufuhr von Kohlehydraten (Dianthus, Viscum, Tradescantia) 9 ff. Versuche bei selbständiger Kohlehydratbildung 12 f. Zufuhr von anderen organischen und anorganischen Kalziumverbindungen 14 ff. Zusammenfassung 16.

III. **Beseitigung des aufgezwungenen Kalziums durch Bindung an andere Säuren** S. 17—23. Ausscheidung des Ca durch die Wurzel und durch Bindung von CO_2 17 f. Ausscheidung von $CaCO_3$; Untersuchungen Ruhland's; Versuche mit Arabis, Omphalodes 18 ff. Zusammenfassung 22.

IV. **Physiologische Bedeutung der Guttation** S. 23—46. Historisches 23 ff. Haberlandt's Annahme 24. Die Ausscheidungsorgane im Dienste der Nährsalzaufnahme 24 ff. Direkte Aufnahme der Salze durch die Ausscheidungsorgane; Durchlässigkeit der Blattoberfläche 24 f. Förderung der Nährsalzdurchströmung 26 ff. Ausscheidung bei niederer Temperatur 28. Salzschmarotzer 29. Die Ausscheidung im Dienste der Exkretbeseitigung 30. Folgen unterdrückter Ausscheidung; Lepeschkin's Ansicht 32. Eigene Versuche in trockener Luft (Impatiens; Fragaria; Equisetum. Perldrüsen) 33 ff. Zusammenfassung 45.

V. **Beziehungen zwischen dem Spaltöffnungszustand und verschiedenen Vorgängen (Atmung, Nastieen, Exkretion)** S. 46—57. Spaltenschluß und Atmung 46 ff. Spaltenschluß und Nastieen 49. Spaltenschluß und Exkretion 53. Zusammenfassung 56.

VI. **Über Menge, Zusammensetzung, Verbleib und Bedeutung der Aschenbestandteile der Ausscheidungsflüssigkeit verschiedener Exkretionsorgane** S. 57—65. Aschegehalt 57 ff. Wasserdrüsen und Wasserspalten als Entsalzungsorgane 60 f. Wasserkelche 62 f. Zusammenfassung 65.

VII. **Die Beziehungen zwischen Aschegehalt und Ausscheidungsfähigkeit unter besonderer Berücksichtigung ernährungsphysiologischer Verhältnisse** S. 66—72. Vergleichende Aschenbestimmungen 66. Mykorrhizen 67. Parasiten 67. Autotrophe (Wintergrüne, laubwerfende Holzgewächse, Kräuter) 68 ff. Zusammenfassung 72.

VIII. **Über Verbreitung, Kristallform und Verteilung des Kalziumoxalats in ihrer Beziehung zur Ausscheidung** S. 72—88. Pflanzen ohne Ca-Oxalat (Farne, Gramineen) 72 f. Raphidenbildung und Exkretion 75. Verhalten der Holzgewächse 77. Papilionaceen 79. Milchröhren, Milchsaftgefäße, Saftschläuche 80 f. Verbreitung der verschiedenen Formen des Ca-Oxalats 82 ff. Zusammenfassung 86 ff.

IX. **Die Ausscheidung in ihren Beziehungen zur Bedornung und Bestachelung, sowie zur Verkalkung und Verkieselung** S. 88—109. Bedornung und Exkretion 90 ff. Verkieselte und verkalkte Wände; ihr Auftreten in Beziehung zur Exkretion 98 ff. Cystolithen 101 f. Pflanzen mit spät einsetzender Verkieselung 103 ff. Blattverkieselung und Mykotrophie (biologische Wertung der Laubstreu) 106 ff. Zusammenfassung 107 f.

X. **Variationsbewegungen und Exkretion** S. 109—115. Variationsbewegung und Transpiration 109. — und Exkretion 111. Besondere Fragen bei Leguminosen 113. Zusammenfassung 115.

XI. **Beziehungen zwischen Blütenmerkmalen und Ausscheidungsvermögen** S. 116—129. Pollensparende, verschwendende Pflanzen 116. Orchideen und Asclepiadeen 117 ff. Rosaceen und Leguminosen 120 f. Holzgewächse und Kräuter 122. Juncaceen und Liliaceen 125 f. Zahl der Samenknospen und Pollenmengen 127.

Figurenerklärung zu Tafel I—III.

Tafel I.

Fig. 1. Dianthus caryophyllus. Blattquerschnitt. Vergr. 56. Rechts ohne, links mit Adventivoxalat.
Fig. 2. Normaliter gebildete Druse von Kalziumoxalat. Vergr. 390.
Fig. 3—8. Adventivoxalat. Einzelkristalle, Aggregate, große Einzelkristalle von winzigen Kriställchen umhüllt. Vergr. 390.
Fig. 9—15. Viscum album. Vergr. 390.
Fig. 9, 10. Normaliter vorkommende Drusen.
Fig. 11. Neugebildeter Einzelkristall.
Fig. 12. Sphaerokristall, um den sich ein großer Einzelkristall gebildet hat.
Fig. 13, 14. Kristallkonglomerate, an die sich Einzelkristalle von Adventivoxalat angesetzt haben.
Fig. 15. Neben dem ursprünglich vorhandenen Sphaerokristall Adventivbildungen in Gestalt von Einzelkristallen und Sphaerokristallen.
Fig. 16. Omphalodes verna. Borstenhaar eines jungen Blattes. Nach siebentägiger Aufnahme von Kalziumzitrat hat sich in den dem Haaransatz benachbarten Oberhautzellen eine reichliche Ablagerung von Kalziumkarbonat angehäuft.

Tafel II.

Fig. 17. Tradescantia zebrina. Epidermiszellen der Blattoberseite mit der Kamera gezeichnet. Unten vor dem Versuch; oben nach siebentägigem Verweilen in einer 5%igen Lösung von Kalziumsaccharat. Vgl. pag. 12 des Textes.

Tafel III.

Impatiens noli tangere. Alle Blätter, mit Ausnahme der jüngsten, zeigen die Folgen verhinderter Ausscheidung, nach längerem Aufenthalt in trockener Zimmerluft: Absterben der Spitzen der Spreiten, bei den älteren Blättern auch der Ränder.

Equisetum hiemale. Infolge unterdrückter oder doch unzureichender Ausscheidung erkrankte Pflanze, nach elfmonatlichem Aufenthalt in trockener Zimmerluft. Die oberen Glieder der bogenförmig gekrümmten Sprosse sind alle, einige bis zum Grunde abgestorben. Neue nicht verjauchende, gesund bleibende Sprosse kamen erst zur Ausbildung, als die Pflanze in feuchterer Umgebung wieder die schädlichen Exkrete durch Guttation zu beseitigen vermochte.

Der Lipoïdgehalt des Plasmas bei Monotropa hypopitys und Orobanche (speciosa).

Von **W. Biedermann.**

Mit 2 Tafeln.

(Aus dem physiologischen Institut zu Jena.)

Daß die Chlorophyllfarbstoffe bei ihrem natürlichen Vorkommen in den Chromatophoren von Lipoïden und speziell Phosphatiden (Lezithin) begleitet werden, darf eigentlich schon durch die Untersuchungen Hoppe-Seyler's (1879) als bewiesen gelten und spätere Beobachter haben diese Tatsache nur immer wieder bestätigt. Hoppe-Seyler gewann durch Extraktion von frischem Gras mit siedendem Alkohol ein kristallinisches Präparat, das er „Chlorophyllan“ nannte, dessen Lösung olivgrün war und welches, wie sich später herausstellte, ein durch die Säuren des Ausgangsmaterials (Oxalsäure) gebildetes Umwandlungsprodukt des grünen Chlorophyllfarbstoffes darstellt. Hoppe-Seyler hielt es für ein Lezithin, in welchem in Übereinstimmung mit anderen Lezithinen sich Glyzerin und Cholin in Verbindung mit Phosphorsäure befinden, das Glyzerin sich aber außerdem entweder allein oder zugleich mit fetten Säuren in Verbindung befindet mit „Chlorophyllansäure“; gestützt auf die spektroskopische Reaktion des Chlorophyllans betrachtete Hoppe-Seyler dasselbe als eine dem Chlorophyllfarbstoff der lebenden Pflanzen noch sehr nahestehenden Körper, immerhin aber als ein Umwandlungsprodukt desselben. Wenn auch durch die bahnbrechenden Arbeiten Willstätter's[1]) die ursprüngliche, allerdings nur vorsichtig geäußerte Ansicht Hoppe-Seyler's, daß das Chlorophyll zu den Lezithinen zähle, als widerlegt gelten muß, indem sich herausstellte, daß der reine Farbstoff von allen Aschenelementen nur Magnesium aber keinen Phosphor enthält, so kann doch nicht bezweifelt werden, daß derselbe im Stroma der Chloroplasten mit

1) Unters. über Chlorophyll. Berlin 1913.

Lezithin gemengt und zu diesem offenbar in naher Beziehung stehend vorkommt.

Zugunsten einer solchen Auffassung scheint mir mit großer Entschiedenheit die Tatsache zu sprechen, daß sich, wie kurze Zeit nach Hoppe-Seyler's Untersuchungen Pringsheim[1]) (1881) gezeigt hat, aus den Chloroplasten unter gewissen Bedingungen ein braunes Umwandlungsprodukt des grünen Farbstoffes unter Formen ausscheidet, die auf den ersten Blick an die für Lezithin so charakteristischen Myelinfiguren erinnern. Pringsheim selbst war darüber allerdings ganz im Unklaren, um was es sich bei den von ihm entdeckten höchst auffallenden Gebilden eigentlich handelt. Er glaubte, daß ein flüssiger, ölartiger Stoff, den er „Hypochlorin" nannte, das Stroma der Chloroplasten durchtränke und bei Einwirkung von Salzsäure jene braun gefärbten Gebilde erzeuge. Es ist das Verdienst Artur Meyer's, die Identität der „Hypochlorinkristalle" mit Hoppe-Seyler's „Chlorophyllankristallen" nachgewiesen zu haben. Die letzteren beschreibt Hoppe-Seyler als sichelförmig gebogene, spitzwinkelige Täfelchen, oft rosettenförmig oder radial nach allen Richtungen um einen Punkt gestellt; im auffallenden Lichte erscheinen sie schwärzlichgrün, im durchfallenden braun, sie besitzen Wachskonsistenz, lösen sich leicht in Äther und Petroläther, schwer in kaltem, leichter in heißem Alkohol. Ganz dieselben Formen und ganz die gleichen Eigenschaften zeigen nun auch die Hypochlorinkristalle Pringsheim's, nur ist ihre Formenmannigfaltigkeit noch eine sehr viel größere und sind es gerade die an Myelinfiguren erinnernden eigenartig verschnörkelten Gestalten, die besonders häufig entstehen. Solche Formen kommen nun keineswegs dem wirklich reinen, durch Säurewirkung erzeugten Chlorophyllderivat (Willstätter's „Phäophytin") zu, sie sind vielmehr gerade für das mit farblosen lipoïden Stoffen (Lezithin) „verunreinigte" Phäophytin charakteristisch. Die besondere Form wird diesem erst durch die Beimengungen aufgeprägt.

Nach Willstätter hätte man sich das Chlorophyll in den Chromatophoren „in kolloïdaler Verteilung oder einem sehr ähnlichen Zustand" zu denken, wofür hauptsächlich die Unterschiede zwischen dem Absorptionsspektrum des lebenden Blattes und einer wirklichen Chlorophyllösung zu sprechen scheinen. Beim Abbrühen von Blättern soll dann das Chlorpphyll „aus seinem kolloïdalen Zustande in die Form

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot., XII, 1879—81.

einer wirklichen Lösung übergehen, nämlich gelöst in seinen infolge der Temperaturerhöhung verflüssigten wachsartigen Begleitstoffen“ (l. c. pag. 61). Dadurch wird es auch bedingt, daß es nun viel leichter ist, den Farbstoff zu extrahieren. Bekanntlich hat schon Pringsheim gezeigt, daß es bei Einwirkung feuchter Wärme auf intakte chlorophyllhaltige Zellen gelingt, eine Ausscheidung grüner, in Alkohol und Äther löslicher Tropfen aus den Chlorophyllkörnern herbeizuführen, die, „wie schon der unmittelbare Augenschein lehrt“, aus einem fettartigen Körper bestehen, den er „Lipochlor“ nannte — dem Träger des Farbstoffes — der diesen selbst und die ihn begleitenden Substanzen in Lösung hält. Auch Willstätter gibt an, „daß beim Abbrühen der Blätter das Chlorophyll in einem stark brechenden Medium in Lösung geht“ und vertritt überhaupt die Anschauung, daß „die Auflösung des Chlorophylls in den verschiedenen Fällen und seine Wiederabscheidung sich durch die lösende Wirkung der mit Alkohol sich vermischenden lipoïden Chloroplastenbestandteile erklärt“.

In einer früheren Mitteilung[1]) habe ich dann gezeigt, daß man solche Tropfenbildungen schöner und in viel einfacherer Weise durch verschiedene Lösungsmittel erzielen kann. Alkohol und nachfolgende Glyzerinbehandlung und besonders Chloralhydrat erwiesen sich hierzu als sehr geeignet. Alle derartigen Tropfen bestehen aus einer an sich farblosen Grundsubstanz, in welcher die Chlorophyllfarbstoffe diffus gelöst sind. Sie ist selbst wieder aus einem in Alkohol löslichen und einem darin unlöslichen Anteil zusammengesetzt und in der Hauptsache als ein fettähnlicher Körper charakterisiert, der sich mit Osmiumsäure mehr oder weniger intensiv schwärzt. Es hat sich aber außerdem noch gezeigt, daß nicht nur die Chloroplasten sehr reich sind an lipoïden Substanzen, mit denen vereint der Farbstoff sowohl bei Behandlung mit Alkohol wie mit Chloralhydrat austritt, sondern daß derartige Stoffe auch im Plasma selbst in beträchtlicher Menge enthalten sind. Dies muß unmittelbar aus dem Umstande gefolgert werden, daß nicht nur die Stromasubstanz der Chromatophoren, sondern auch das übrige Plasma von Trypsin erst dann restlos gelöst werden, wenn man die betreffenden Zellen vorher mit Alkohl, Äther und Chloroform extrahiert hat[2]). Da sich bei An-

1) Flora, N. F. XI, 1918, p. 560.
2) W. Biedermann, Pflüger's Arch. 174, 1919.

wendung der oben erwähnten Lösungsmethoden in chlorophyllführenden Zellen immer nur gefärbte Tropfen bilden und nur ganz ausnahmsweise einmal auch farblose entstehen, so gewinnt es den Anschein, daß der Lipoïdgehalt der Chloroplasten immer viel größer ist, als der des umgebenden Plasmas, wiewohl dies nicht notwendig aus der beobachteten Tatsache zu folgern ist. Unter allen Umständen schien es mir wünschenswert, den Inhalt von Pflanzenzellen auch in solchen Fällen auf das Vorhandensein lipoïder Stoffe zu prüfen, wo Chlorophyll nahezu oder ganz fehlt. Das Vorhandensein solcher und speziell lezithinartiger Substanzen in verschiedenen Samen ist ja längst nachgewiesen (vgl. die Literaturangaben in Abderhalden's Lehrb. d. physol. Chemie, Bd. I, pag. 243). Wegen der reichlichen Speicherung von Reservestoffen ist aber in diesem Falle der Lipoïdgehalt des Plasmas selbst nicht klar zu erkennen. Ich richtete daher mein Augenmerk zunächst auf die Gewebszellen chlorophyllfreier parasitischer Pflanzen, von denen mir Monotropa hypopitys und zwei Arten von Orobanche zur Verfügung standen. Die erstgenannte Pflanze, die in der Umgebung Jenas ganz gemein ist, bietet in den den ganzen Stengel und auch die Blüten überdeckenden Schuppen ein sehr schönes, leicht zu behandelndes Untersuchungsmaterial.

Sowohl die Stengelschuppen, wie die noch zarteren Deckschuppen der Blüten sind brauchbar. Im frischen Zustande erscheinen dieselben farblos oder blaßgelblich gefärbt und so durchsichtig, daß sie der mikroskopischen Untersuchung ohne weiteres zugänglich sind. Die Zellen der Oberseite, deren Membranen nur wenig verdickt erscheinen, sind ziemlich groß, länglich und gegeneinander polygonal abgegrenzt; von ähnlicher Form sind auch die Elemente des Parenchyms. Alle Zellen umschließen einen ziemlich stark lichtbrechenden, völlig homogenen Inhalt von blaßgelblicher Farbe. Fast regelmäßig findet man einige, meist wandständige Vakuolen im Zellinhalt, doch ist ihre Zahl immer sehr gering. Bei tieferer Einstellung bemerkt man eine rundliche Anhäufung feinkörniger Masse, die so blaß und durchsichtig ist, daß man sie leicht ganz übersehen kann und anscheinend den Kern einschließt. Überträgt man isolierte Schuppen sofort in eine größere Menge Alkohol, so nehmen sie wie auch dieser selbst allmählich eine blaßviolettrote Färbung an. Bei mikroskopischer Untersuchung unter Alkohol findet man in fast allen Zellen in wechselnder Zahl stark lichtbrechende glänzende Körnchen ausgeschieden, die neben einem sehr deutlich hervortretenden Haufen dunkler Granula, die einzigen geformten Bestandteile der Zellen ausmachen. Vom Kern ist auch jetzt in der Regel

nicht viel zu sehen. Ganz ähnliche stark lichtbrechende Krümel entstehen, wie ich seinerzeit fand, auch im Inhalt der Blattzellen von Elodea bei Einwirkung von Alkohol. In beiden Fällen ändert sich das Aussehen solcher Präparate fast momentan bei Zusatz von Wasser, indem die Körnchen erblassen und bei Monotropa ohne Rest verschwinden. Von den vorher so auffallenden, meist an dem einen oder anderen Ende der gestreckten Zellen lokalisierten dunklen Körnchenhaufen bleibt nur ein blasser Rest übrig. Außerordentlich scharf tritt dann aber regelmäßig der runde Kern hervor, der ein feinkörniges Aussehen zeigt und einen glänzenden Nukleolus einschließt. Durch den Alkohol ist offenbar ein großer Teil des Zellinhaltes herausgelöst worden, der im gegebenen Falle aus zwei Komponenten besteht, einer stark lichtbrechenden, alkohollöslichen Substanz und „Plasma“ von gewöhnlichem Aussehen. Beide stehen zueinander aber nicht in dem Verhältnis von Plasma und Plasmaprodukt (wie etwa das Fett einer Fettzelle), sondern sie bilden offenbar zusammen die „lebendige Substanz“ der Zelle.

Sehr ungewöhnliche Bilder erhält man durch Plasmolyse der Schuppen mit Kochsalzlösung. Es erfolgt dann nicht, wie sonst gewöhnlich, eine gleichmäßige Ablösung des plasmatischen Inhaltes der Zellen von der Membran, sondern die nächste Veränderung besteht in der Vergrößerung und Neubildung von wandständigen Vakuolen, die, indem sie miteinander zusammenfließen, allmählich die offenbar sehr zähflüssige Inhaltsmasse von der Wand abdrängen und so deren Volum mehr und mehr verkleinern. Schließlich ist der größte Teil des Zellraumes von farbloser Flüssigkeit erfüllt, während das Plasma einen sehr stark lichtbrechenden, gelben Klumpen bildet, der entweder, wie in der Mehrzahl der Zellen, der Wand angeschmiegt oder als rundlicher Ballen frei in der Mitte liegt. Nicht selten findet sich an jedem Zellende eine solche zwickelförmige Masse oder es erscheinen beide Hälften wohl auch durch einen Faden der gleichen, stark lichtbrechenden Substanz verbunden. Der eigentümliche Glanz dieser letzteren im Verein mit der hellgelben Farbe erinnert viel eher an Fett, als an Plasma und man würde hier dem fremdartigen Anblick, den ein Präparat in diesem Stadium der Plasmolyse darbietet, kaum glauben, daß es sich um nichts anderes handelt, als um den durch Kochsalzlösung zur Retraktion gebrachten, plasmatischen Inhalt frischer Pflanzenzellen (Fig. 1).

Ganz entsprechende Bilder erhält man auch bei Anwendung von Zuckerlösungen oder Glyzerin. Will man solche Präparate konservieren,

so stößt man auf die größten Schwierigkeiten, da sowohl bei längerer Einwirkung der plasmolysierenden Flüssigkeit selbst, wie auch bei Zusatz fixierender Lösungen alsbald weitgehende Veränderungen eintreten, die als Entmischungsvorgänge charakterisiert sind. Ganz plötzlich vollzieht sich eine solche Entmischung schon dann, wenn man eine plasmolysierte Blattschuppe für wenige Augenblicke in kochende Kochsalzlösung derselben Konzentration taucht, wie sie zur Plasmolyse verwendet wurde. Die gelben, homogenen Plasmaklumpen, in denen man zunächst weder den Kern, noch sonst welche Strukturelemente erkennt, werden beim Erhitzen sofort durchsichtig und lassen nun, in einer farblosen Grundmasse eingelagert, sehr stark lichtbrechende und scharf konturierte Gebilde erkennen, welche teils die Form knotiger, oft verzweigter Stäbchen haben und lebhaft an gewisse Myelinformen erinnern, teils handelt es sich um kleine farblose, wie Fett aussehende Tröpfchen. In fast jeder Zelle bemerkt man ferner einen ziemlich dunkel gelb gefärbten Tropfen, der offenbar den vorher gleichmäßig in der ganzen Masse verteilten gelben Farbstoff enthält und anscheinend den Kern umschließt (Fig. 2).

Kocht man abgelöste Schuppen oder ganze Stücke von Fichtenspargel längere Zeit mit Wasser, so färbt sich dieses, sowie auch die Pflanzenteile selbst, sehr bald tief ockergelb und es bildet sich ein brauner Bodensatz. Eine dunkle Verfärbung aller Teile der Pflanze, die allmählich bis zu tiefem Schwarz fortschreitet, tritt auch in den verschiedensten Konservierungsflüssigkeiten sowie beim Trocknen ein, und man muß daher besondere Maßnahmen treffen, um Sammlungsexemplare in der ursprünglichen Farbe zu erhalten. Läßt man plasmolysierte Schuppen in der Kochsalzlösung oder im Glyzerin liegen, so werden sie nach einigen Tagen so dunkel, daß man dünne Flachschnitten anfertigen muß, um überhaupt etwas zu sehen. Es scheint sich hierbei nicht um eine Oxydasewirkung zu handeln, wie in so vielen anderen Fällen ähnlicher Farbenwandlungen.

Was nun die langsamen Veränderungen betrifft, welche der Inhalt der durch Kochsalz plasmolysierten Schuppenzellen noch vor der Verfärbung erleidet, so beginnen sie sich in der Regel nach 24—48 Stunden deutlich bemerkbar zu machen, und zwar immer vom Rande der geballten Inhaltsmasse her. Hier entstehen eine Menge kleiner Vakuolen (Tröpfchen), so daß sich eine, aus lauter kleinen stark lichtbrechenden Tröpfchen und Vakuolen gebildete Randzone entwickelt. Indem dann der Prozeß weiter nach Innen fortschreitet, gewinnt die ganze ursprünglich homogene Masse der Ballen ein mehr oder weniger schaumiges Aus-

sehen (Fig. 3 *a*). Zugleich wird die gelbe Farbe immer blasser, um schließlich in der Mehrzahl der Zellen ganz zu verschwinden. Das Pigment bzw. eine pigmentierte stark lichtbrechende Substanz sammelt sich dann entweder um den Kern, denselben vollständig einhüllend, oder es bilden sich noch außerdem einer oder mehrere gelb gefärbte Tropfen (Fig. 3 *b*). Da alle diese Veränderungen, wie schon erwähnt, hauptsächlich in der peripheren Zone der einzelnen Ballen beginnen, so erscheint diese im optischen Querschnitt dunkel im Vergleich zur helleren Mitte, so daß in einem gewissen Stadium jeder Ballen den Eindruck eines Bläschens oder Säckchens macht, dessen heller durchsichtiger Inhalt von einer plasmaähnlichen Hülle umgeben wird. Dazu trägt noch der Umstand bei, daß zwischen den stark lichtbrechenden Tröpfchen in zunehmendem Maße eine fein granulierte Substanz bemerkbar wird, welche jene mehr und mehr auseinanderdrängt und so die ganze Rindenschicht durchsichtiger macht (vgl. Fig. 3 *b*, *c*). Verweilen die Schuppen längere Zeit in starker oder gar konzentrierter Kochsalzlösung, so erscheinen die Ballen im durchfallenden Licht oft ganz dunkel, fast schwarz, indem ihre ganze Masse dicht durchsetzt wird von sehr kleinen, stark lichtbrechenden Tröpfchen, wie ja auch eine von Fettstaub oder Muzigengranulis dicht erfüllte Zelle dunkel schwärzlich aussieht. Setzt man in solchem Falle Glyzerin zu, so bilden sich sehr bald und in großer Zahl Vakuolen, deren Zwischenräume von der stark lichtbrechenden Substanz ausgefüllt werden und da die Vakuolen sich fast berühren, so entsteht auf diese Weise ein grobblasiger Schaum mit glänzenden Wabenwänden. Die Mannigfaltigkeit der Bilder ist, wie man sieht, sehr groß und es würde eine lange Reihe von Figuren erforderlich sein, um nur einigermaßen die vorkommenden Typen darzustellen. Das Wesentliche bleibt aber immer ein Entmischungsvorgang, bei welchem sich zunächst in der Peripherie des durch Plasmolyse zu einem Klumpen geballten, ursprünglich ganz homogenen Zellinhaltes Vakuolen und Tröpfchen einer stark lichtbrechenden Substanz ausscheiden. Unter fortschreitender Aufhellung des Balleninneren macht sich dann immer deutlicher eine Sonderung in einen stark lichtbrechenden Anteil und andererseits in eine Substanz vom Aussehen gewöhnlichen Plasmas bemerkbar.

Ganz ähnliche Erscheinungen beobachtet man auch bei Einwirkung von Glyzerin auf frische Schuppen. Auch dann entsteht bei der plasmolytischen Kontraktion des Inhaltes in jeder Zelle zu-

nächst ein ganz homogener, eigentümlich glänzender hellgelber Klumpen, der, wenn die Schuppen im Glyzerin verbleiben, allmählich eine Entmischung erfährt, welche schließlich zu einer Aufhellung führt, die dann Strukturen sichtbar macht bzw. bedingt, von denen unmittelbar nach beendeter Plasmolyse nicht die geringste Spur zu bemerken ist. Wieder beginnt der Vorgang mit einer von der Peripherie jedes Ballens ausgehenden Vakuolisierung, wobei sich der Farbstoff, der an einer stark lichtbrechenden Substanz haftet, in der Hauptsache um den Kern ansammelt und diesen so das Aussehen eines homogenen, gelben, eigentümlich fettig glänzenden rundlichen Körpers verleiht, während die übrige Masse des Ballens sich völlig entfärbt und durchsichtig wird. Ein Teil der stark lichtbrechenden gelblichen Substanz findet sich gewöhnlich auch in der äußersten Peripherie des ehemaligen Ballens abgelagert, wodurch dessen Kontur stellenweise verdickt und glänzend erscheint und eine Art Rindenschicht gebildet wird, auch halbmondförmige Segmente an einzelnen größeren Vakuolen kommen vor. Von der Umgebung des Kernes her spannen sich in der Regel Stränge einer feinkörnigen, oft wieder von kleinen Vakuolen durchsetzten Substanz durch den Innenraum des „Plasmasäckchens“ oder es erscheint dieser ganz erfüllt von einem grobblasigen Schaum, dessen Wände von „Plasma“lamellen gebildet werden. Eine größere wandständige Anhäufung derselben feinkörnigen Masse umschließt gewöhnlich den Kern (Fig. 4). Nun erst bieten die Schuppenzellen das typische Bild einer gewöhnlichen plasmolysierten Pflanzenzelle dar. Von da ab ändert sich im Aussehen der Zellen in der Regel nicht mehr viel, nur wird, wie schon oben bemerkt wurde, das ganze Gewebe der Schuppen mit der Zeit immer dunkler und schließlich fast schwarz, so daß eine genauere Untersuchung dann nur an dünnen Flachschnitten möglich erscheint. Dieses Dunkeln betrifft nicht so sehr den Zellinhalt als vielmehr die Membranen, wenngleich auch jener einen bräunlichen Farbenton annimmt. Eines sehr eigentümlichen Befundes muß ich hier noch gedenken, den ich an Schuppen machte, die mehrere Monate in Glyzerin aufbewahrt worden waren. Sie waren natürlich sehr stark gedunkelt und auch das Glyzerin hatte sich stark gebräunt. Sowohl in den Zellen, wie auch frei in der Außenflüssigkeit fanden sich nun zahlreiche, oft ziemlich große Kristalldrusen von blätterigem Bau, die, wenn sie genügend Licht durchließen, eine ganz ähnliche Farbe zeigten wie der geballte Zellinhalt unmittelbar nach der Plasmolyse. Diese Kristalle erwiesen sich als außerordentlich widerstandsfähig, sie waren in Wasser, Alkohol und Chloroform unlöslich und wurden auch von

Säuren und Alkalien anscheinend nicht angegriffen. Möglicherweise handelt es sich hier um dieselbe Substanz, die ich in etwas anderer Form in den Zellen von Schuppen abgelagert fand, die etwa gleichlange in konzentrierter Kochsalzlösung gelegen hatten. Es waren das gelbgefärbte Kugeln, teils einzeln, teils zu zwei oder mehreren vereinigt, an denen man nur hier und da Spuren einer kristallinischen Struktur bemerken konnte.

Wenn schon die bisher mitgeteilten Beobachtungen sehr dafür zu sprechen scheinen, daß in die Zusammensetzung des „Plasmas" der Schuppenzellen von Monotropa lipoïde Substanzen eingehen, die sich bei der Plasmolyse teilweise abspalten, so wird dies zur Gewißheit, wenn man das Verhalten der betreffenden Zellen gegen Eau de Javelle und Osmiumsäure prüft.

Verfolgt man die allmählich fortschreitenden Veränderungen bei Zusatz des erstgenannten Reagens zu ganz frischen Schuppen unter dem Mikroskop, so fällt vor allem auf, daß durchaus nicht alle Zellen einer Schuppe in gleicher Weise reagieren, sondern sich gruppenweise verschieden verhalten. Meist beginnt die Wirkung sich darin zu zeigen, daß der homogene blaßgelbliche Zellinhalt, der, wie schon erwähnt wurde, nur von einigen wenigen farblosen Vakuolen durchsetzt ist, sich von beiden Enden der Zelle her ablöst, wobei sich oft durch Bildung neuer, großer Vakuolen eine förmliche Zerklüftung der Masse entwickelt, die sich mehr und mehr abrundet und schließlich unter Beibehaltung ihrer blaßgelben Farbe eine große, inmitten der Zelle liegende homogene, runde Kugel bildet, die durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen einem großen Öltropfen gleicht und offenbar dem klumpigen Ballen entspricht, der sich bei der Plasmolyse bildet. Oft liegen in der nächsten Umgebung des großen Tropfens noch einige kleinere von sonst gleicher Beschaffenheit (Fig. 5 *a*). In manchen Zellen kommt es schon vor der vollständigen Abkugelung zur Differenzierung von einem oder mehreren gelben Tropfen, die dann außerhalb der blasseren Hauptmasse des Zellinhaltes liegen, der an Stelle der ausgetretenen Tropfen manchmal napfförmig eingedrückt erscheint (Fig. 5 *b*). Bei der schließlichen Abkugelung des ganzen Zellinhaltes werden auch diese Tropfen wieder aufgenommen und lösen sich in der Grundmasse restlos auf.

In manchen, gewöhnlich gruppenweise vereinigten Zellen scheiden sich unter dem Einfluß des Reagens fast sofort zahlreiche, stark lichtbrechende, ölartige Tropfen aus, die meist farblos, zuweilen gelblich

gefärbt erscheinen und in der Folge ebenfalls wieder mit der Grundmasse verschmelzen, wenn es zur endgültigen Abkugelung kommt.

Dieses Endstadium dauert am längsten; aber nach einigen Stunden werden auch die großen zentralen Kugeln aufgelöst, und zwar unter sehr eigentümlichen Erscheinungen. Oft sieht man, wie sich zunächst vom Rande zahlreiche kleine Tröpfchen ablösen und plötzlich verschwinden. Mit einem Male überzieht sich dann die ganze Oberfläche des großen Tropfens schwärzlich, indem zahllose kleinste stark lichtbrechende Tröpfchen in der Masse auftreten. Gewöhnlich beginnt die Entmischung an irgendeiner Stelle des Randes und verbreitet sich von da aus sehr schnell über den ganzen Tropfen. Bevor noch diese Trübung, die sich wie ein Schleier über den durchsichtigen Tropfen herüberzieht, den jenseitigen Rand erreicht hat, beginnt vom Ausgangspunkte her die Wiederaufhellung. Die Masse des Tropfens hat aber nun ihr starkes Lichtbrechungsvermögen verloren und erscheint als ein blasses Haufwerk kleiner Körnchen oder Tröpfchen, dessen Gesamtdurchmesser in der Regel größer ist als der der ursprünglichen Kugel. Im nächsten Moment — man hat kaum Zeit, die Erscheinung genau ins Auge zu fassen — ist alles spurlos verschwunden.

Am interessantesten sind aber die Erscheinungen, die bei einer nicht zu stürmischen Einwirkung des Reagens sich entwickeln und zu einer ganz ähnlichen Scheidung des Zellinhaltes in zwei ganz verschiedene Anteile führen, wie es auch im Verlauf der Plasmolyse zu geschehen pflegt. Man findet dann den ölartigen zentralen Tropfen umgeben von einer mehr oder weniger dicken Hülle, die auch den Kern einschließt und deren Substanz ganz das Aussehen gewöhnlichen Plasmas darbietet (Fig. 7 *a*). Eine solche Zelle macht durchaus den Eindruck einer von einer pflanzlichen Zellmembran umschlossenen tierischen Fettzelle. Wenn dann später der große gelbe Tropfen unter den oben beschriebenen Erscheinungen verschwunden ist und nur noch die Hülle mit dem Kern zurückbleibt, erhält man ganz ähnliche, nur viel schönere Bilder eines hohlen, kernhaltigen Plasmasäckchens, wie sie auch bei der Plasmolyse mit Kochsalz oder Glyzerin entstehen (Fig. 7 *b*). Am seltensten kommt es bei Einwirkung von Eau de Javelle zunächst zur Bildung ebensolcher klumpiger gelblicher Massen, wie stets bei Plasmolyse. Dann sind auch die weiteren Veränderungen ganz ähnliche, nur beginnt die Vakuolisierung viel früher und schreitet sehr rasch fort (Fig. 6).

Präparate, wie die in Fig. 7 *a*, *b* dargestellten, lassen, wie mir scheint, an der Tatsache nicht zweifeln, daß in den Schuppenzellen von

Monotropa fettähnliche Substanzen in inniger Mischung mit dem „Plasma“ reichlich enthalten sind, so daß der unveränderte Inhalt dadurch sowohl in seinem Aussehen, wie auch in seinem ganzen sonstigen Verhalten wesentlich beeinflußt wird. Sehr auffallend macht sich dies auch bei Behandlung mit Chloroform geltend. Bringt man Schuppen — am besten die großen Deckschuppen der Blüten oder die unmittelbar unter dem Blütenstand gelegenen Stengelschuppen — in eine mit Chloroform geschüttelte verdünnte Lösung von Na_2CO_2 (0.4 %) und erwärmt auf 40° C, so dunkeln die Schuppen in der Regel sehr stark und nehmen einen grauschwärzlichen Farbenton an. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigen die Zellen dann sehr auffallende Veränderungen, die sich wieder in verschiedenen Zellen einer und derselben Schuppe sehr wechselnd gestalten. Meist scheiden sich unter dem Einfluß des Chloroforms stark lichtbrechende farblose Tropfen und Tropfenaggregate aus, die sehr deutlich doppelt konturiert sind und ganz den Eindruck von Myelintropfen des Nervenmarkes machen, namentlich wenn dieselben miteinander zu verschiedengestaltigen Gruppen verschmelzen (Fig. 8*a*). Ehe es zur eigentlichen Tropfenbildung kommt, sieht man den ganzen Zellinhalt durchsetzt von kleinsten stark lichtbrechenden Tröpfchen, die dann offenbar später zu größeren und schließlich zu großen Tropfen zusammenfließen. Durch Aneinanderlagerung solcher Tropfen kommt es unter gegenseitiger Abplattung zur Bildung eines Schaumwerkes, dessen optischer Durchschnitt dann stark lichtbrechende Gitter und Netze mit polygonalen Maschen darstellt, die oft den ganzen Innenraum einer Zelle durchsetzen (Fig. 8*b*). In vielen Zellen zeigen die Tropfen keinen doppelten Randkontur und gleichen dann vollkommen Ölkugeln.

Solche Bilder führen direkt zu jenen, welche man in höchst charakteristischer Weise bei Einwirkung von Osmiumsäure erhält. Bringt man eine etwa an der Grenze des basalen Drittels quer abgeschnittene Schuppe in 1 %tige Osmiumsäure, so färbt sie sich schon nach kurzer Zeit, wenigstens teilweise, tief schwarz. Es bildet sich zunächst regelmäßig eine von der Schnittgrenze aus mehr oder weniger weit nach dem Blattinneren übergreifende, tiefschwarze Demarkationszone, während der Rest der Schuppe unregelmäßig schwarz gefleckt und gestreift erscheint, wie es die Fig. 9 in einem besonders charakteristischen Falle darstellt.

Die Zwischenpartien sind farblos oder ganz schwach bräunlichgelb gefärbt. Bei mikroskopischer Untersuchung geschwärzter Stellen findet man die Zellen mehr oder weniger dicht erfüllt mit dunklen

Tropfen, deren Größe und Farbe in den Zellen eines und desselben Bezirkes sich außerordentlich wechselnd gestaltet (Fig. 10). Zwischen tiefstem Schwarz und einem nur eben noch wahrnehmbaren grauen Hauch finden sich alle denkbaren Übergänge von dunkel- und hellgrau. In der Regel enthalten die zentral gelegenen Zellen eines geschwärzten Bezirkes die dunkelsten Tropfen, die dann oft auch so gedrängt liegen, daß die Zellen fast gleichmäßig schwarz und undurchsichtig erscheinen. Um an solchen Stellen Einblick in die Beschaffenheit des Zellinhalts zu gewinnen, muß man mit dem Rasiermesser möglichst dünne Flachschnitte machen. Dann erkennt man, daß es sich niemals um eine gleichmäßige Schwärzung des Zellinhaltes handelt, sondern ausnahmslos um Tropfen, die an den dunkelsten Stellen in einer diffus grau gefärbten homogenen Masse eingebettet liegen. Nach der Peripherie eines schwarzen Fleckes hin blaßt die Farbe der Tropfen immer mehr ab und in der Grenzzone finden sich dann gewöhnlich Zellen, in denen man bei einiger Aufmerksamkeit und günstiger Beleuchtung zwar noch die gleichen Tropfenbildungen erkennt, wie in den mehr zentral gelegenen Zellen, aber ungefärbt und nur ganz schattenhaft angedeutet, da sich ihr Lichtbrechungsvermögen nur sehr wenig von dem der Umgebung unterscheidet. Man bekommt vielfach den Eindruck, als ob die Tropfen nicht etwa erst unter der Einwirkung der Osmiumsäure entstünden, sondern immer vorhanden sind und nur mangels einer genügenden Differenz des Brechungsvermögens unsichtbar bleiben. Die erste Wirkung des Reagens wäre dann lediglich durch eine Zunahme des Brechungsindex der Tropfenmasse gekennzeichnet. In der Regel sind die Tropfen einer und derselben Zelle hinsichtlich ihrer Größe nur wenig verschieden, was besonders für solche Fälle gilt, wo kleine Tropfen den ganzen Innenraum einer Zelle fast ausfüllen (Fig. 10 *b*). Bisweilen fließen größere Tropfen zusammen und bilden dann unregelmäßig geformte knollige Massen, die sofort an typische Myelinformen erinnern (Fig. 10 *e*). Ein derartiges Konglomerat findet man neben den Einzeltropfen fast in jeder überhaupt gefärbten Zelle (Fig. 10 *a*, *b*) und es entsprechen diese sehr auffallenden tiefschwarzen Massen anscheinend jenen Haufen dunkler Körnchen und Tröpfchen, welche für Alkoholpräparate so charakteristisch sind und an ungefärbten Zellen auch nach Osmiumbehandlung häufig wahrgenommen werden (Fig. 10 *d*). Ganz selten werden in solchen ungefärbten Zellen blasse helle „Myelinfiguren“ sichtbar (Fig. 10 *d*), die offenbar den ebenso blassen farblosen Tropfen entsprechen, die man oft am Rande einer Insel von geschwärzten Zellen findet. Es sind das längliche, meist verzweigte Gebilde, die in

großer Zahl entstehen und vielleicht als eine rasch vorübergehende Vorstufe der Tropfenbildung aufzufassen sind.

Großen Schwierigkeiten begegnet man, wenn es sich darum handelt, solche Osmiumpräparate aufzubewahren, denn die geschwärzten Tropfen sind keineswegs, wie osmiertes Fett, unveränderlich haltbar, sondern im Gegenteil sehr vergänglich. Weder Alkohol noch Glyzerin vermag ihre Form und Anordnung zu erhalten und nur im Wasser bewahren die Präparate ihre ursprüngliche Schönheit. Ich habe solche viele Monate fast unverändert in thymolisiertem Wasser aufbewahrt. Sie gewinnen aber mit der Zeit an Haltbarkeit und lassen sich dann auch in unverändertem Zustand mit Alkohol entwässern.

Es wurde bereits erwähnt, daß die Osmiumfärbung sich in der Regel auf einzelne mehr oder weniger ausgedehnte Zellterritorien beschränkt, deren Umfang an einer und derselben Schuppe außerordentlich verschieden ist. Manchmal nur auf einige wenige Zellen beschränkt, verbreitet sich die Schwärzung an anderen Stellen über große Flächenräume und ausnahmsweise sogar über eine ganze Schuppe. Sehr bemerkenswert ist dabei der schon früher erwähnte Umstand, daß eine solche „diffuse“ Schwärzung fast regelmäßig als „Demarkationszone“ in Form eines mehr oder weniger breiten Streifens entsteht, der sich von der basalen Bruch- oder Schnittlinie der Schuppe nach innen hin erstreckt (Fig. 9). Es macht fast den Eindruck, als ob von der verletzten Stelle aus die Zellen in einen veränderten Zustand versetzt würden, der sie für die Einwirkung des Reagens empfänglich macht. Ich habe leider versäumt, die Wirkung sonstiger Verletzungen näher zu prüfen, doch wäre vielleicht auf diesem Wege eine Erklärung der sonderbaren und so unregelmäßig verteilten lokalen „Osmiumflecken“ zu erreichen.

Es kann meiner Ansicht nach nicht bezweifelt werden, daß das eben geschilderte Verhalten der Schuppenzellen auf das Vorhandensein reichlicher Mengen lipoïder, sich mit Osmium schwärzender Substanzen im Zellinhalt zu beziehen ist. Da diese aber, wie sich aus dem Vorstehenden ergibt, mit dem „Plasma“ der betreffenden Zellen ursprünglich innig gemischt zu sein scheinen, und sich nur unter ganz bestimmten Bedingungen von diesem in sichtbarer Weise sondern, so wird man sie wohl als zur Konstitution desselben gehörig betrachten dürfen. Dies muß schon aus dem Umstande gefolgert werden, daß die Osmiumreaktion in der Regel nur auf gewisse, in den einzelnen Fällen aber ganz verschieden angeordnete Schuppenbezirke beschränkt bleibt, obschon ja nicht zu bezweifeln sein dürfte, daß die chemische

Zusammensetzung des Plasmas allenthalben die gleiche ist. Lipoïde sind immer vorhanden, sie sind aber nicht immer reaktionsfähig. Wie der normale Muskel „maskiertes“ Fett oft reichlich enthält, welches erst nach der Verdauung durch Osmium nachweisbar wird, so scheint es sich ähnlich auch im gegebenen Falle mit den lipoïden Zellbestandteilen zu verhalten. Dabei braucht natürlich, wie es ja auch tatsächlich der Fall zu sein scheint, die Verteilung der Lipoide in einer und derselben Zelle keineswegs eine ganz gleichmäßige zu sein. Das fast regelmäßige Vorhandensein einer größeren, klumpigen Masse neben den durch Osmium gleichgefärbten Tropfen scheint dies direkt zu beweisen. Ich werde im folgenden zeigen, daß solche „Lipoidherde“ noch in anderen Zellen derselben Pflanze in einer viel schärfer ausgeprägten Weise vorkommen. Was aber gerade die Schuppenzellen besonders auszeichnet, das ist der überraschende Reichtum derselben an derartigen Stoffen, die ja hier geradezu die Hauptmasse des Zellinhalts bilden. Man wird direkt an das Nervenmark erinnert, wenn man die Eigenschaften des Inhalts der Schuppenzellen von Monotropa mit irgendeinem Bestandteil tierischer Gewebselemente vergleichen wollte, um so mehr als, wie ich zeigen werde, der wesentlichste Stoff, um den es sich hier handelt, ebenfalls ein Lezithin oder doch ein Lezithin ähnlicher Körper ist.

Man durfte erwarten, daß eine wenigstens ähnliche Beschaffenheit des Zellinhalts sich wohl auch in anderen Gewebselementen derselben Pflanze finden würde und ich untersuchte daher zunächst den Stengel. Ein tangentialer Längsschnitt durch die Rinde außerhalb der Zone der Gefäßbündel zeigt ein Parenchym von ziemlich langgestreckten großen Zellen, die auffallend dünnwandig, farblos und mit einem ganz durchsichtigen homogenen Inhalt erfüllt sind, in dem man nur spärlich verbreitet kleine, stark lichtbrechende Körnchen und Tröpfchen bemerkt. Der Zellkern ist verhältnismäßig klein, rund und liegt meistens wandständig. Bringt man einen solchen nicht zu dünnen Schnitt frisch in 1%tige Osmiumsäure, so macht sich schon nach ganz kurzer Zeit ein Dunkeln bemerkbar, welches wiederum nicht alle Zellen gleichmäßig betrifft, sondern auf einzelne Zellreihen beschränkt bleibt, so daß ein solches Präparat schon bei Lupenvergrößerung in sonderbarer Weise längsstreifig erscheint (Fig. 11). Bei mikroskopischer Untersuchung erscheinen einzelne der sehr großen Zellen tiefschwarz gefärbt und völlig undurchsichtig, während andere mehr oder weniger grau, und zwar meist in ganz diffuser Weise gefärbt sind und wieder andere ihr ursprüngliches Aussehen unverändert bewahrt haben. Während an den am meisten

gedunkelten Zellen weitere Einzelheiten sich nicht erkennen lassen, treten solche an vielen der grauen Zellen, die hinlänglich durchsichtig geblieben sind, sehr deutlich hervor. Der ganze Inhalt erscheint dann von zahlreichen schwarzen oder dunkelgrauen Krümeln und Flöckchen gleichmäßig dicht durchsetzt, die anscheinend eine Fällung darstellen, welche durch das Reagens in dem noch überdies diffus gefärbten Zellinhalt entstanden ist (Fig. 12). In den farblos gebliebenen Zellen ist davon nicht das Geringste zu bemerken, dagegen sieht man in diesen meist sehr deutlich den verhältnismäßig kleinen wandständigen Kern mit einem stark lichtbrechenden Kernkörperchen. Schon bei schwacher Vergrößerung bemerkt man in fast allen grauen Zellen je einen tiefschwarzen, runden Körper, dessen Größe etwa der des Zellkernes entspricht, so daß man bei flüchtiger Untersuchung den Eindruck erhält, es handle sich um nichts anderes, als die durch Osmium geschwärzten Kerne selbst (Fig. 12). Eine solche Verwechselung kann um so eher eintreten, als diese letzteren infolge ihrer wandständigen Lage und blaßgelblichen Farbe nur wenig hervortreten, während jene tiefschwarzen, meist frei im Zellraum gelegenen Körper geradezu in die Augen springen. Ein Blick auf die beistehende Figur, welche einen Teil eines derartigen Präparats bei so schwacher Vergrößerung darstellt, wird das eben Gesagte genügend rechtfertigen. Die Unsicherheit der Beurteilung wird noch dadurch gesteigert, daß es infolge der bedeutenden Größe der Zellen nicht gut angeht, die Schnitte dünn herzustellen, daß sie nur eine einzige Zellage umfaßten. So gerät man immer wieder in Zweifel ob ein ungefärbter Kern, den man neben einem etwa gleichgroßen schwarzen Körper in einer und derselben Zelle zu sehen glaubt, nicht doch einer darunter oder darüber gelegenen Zelle angehört. Es kommt noch dazu, daß an nicht osmierten Präparaten neben dem wirklichen Zellkern ein anderer Körper von ähnlicher Form und Größe niemals zu sehen ist.

Wenn ich mich trotz alledem für überzeugt halte, daß es sich bei den „Lipoïdkörpern“, wie ich die schwarzen Pseudokerne nennen möchte, um Gebilde handelt, welche erst bei der Osmiumbehandlung sichtbar werden, so sind verschiedene Gründe dafür bestimmend. Zunächst und vor allem habe ich in einzelnen Zellen mit aller Bestimmtheit neben dem dunklen Körper auch noch den Kern gesehen (Fig. 13). Dann ist die Form der Lipoïdkörper nicht immer der des Kerns entsprechend. Ganz besonders möchte ich die nicht seltenen Zwillingsformen hervorheben (Fig. 14), wo ein solcher Körper durch eine mehr

oder weniger tiefe Einschnürung in zwei gleiche oder ungleiche Hälften geteilt erscheint. Auch drei geteilte oder nierenförmige Lipoïdkörper habe ich namentlich bei Orobanche im Rindenparenchym gefunden, dessen Zellen, wie gleich hier bemerkt sei, hinsichtlich ihres Baues und Verhaltens durchaus denen von Monotropa entsprechen. Ferner findet man den Durchmesser der Lipoïdkörper sehr häufig größer, aber auch wesentlich kleiner, als es der durchschnittlichen Kerngröße entspricht. Ich bin der Meinung, daß die vergleichsweise kleinen Lipoïdkörper der Rindenparenchymzellen von Monotropa und Orobanche den oben erwähnten um Vieles größeren, aus der Vereinigung schwarzer Tropfen hervorgegangenen klumpigen Massen eatsprechen, von denen in der Regel je eine in den Schuppenzellen der erstgenannten Pflanze liegt. Daß der Lipoïdgehalt dieser letzteren unter allen Umständen sehr viel größer ist, als der des Stengelparenchyms ergibt sich aus den mikroskopischen Bildern ohne weiteres. Niemals kommt es hier zur Differenzierung so großer und zahlreicher schwarzer Tropfen, wie dort, obschon man sich in Fällen, wo der neben dem Lipoïdkörper vorhandene kleinflockige Niederschlag durch Osmium recht scharf gefärbt erscheint, leicht überzeugt, daß die einzelnen Krümel und Flöckchen aus ganz kleinen schwarzen Tröpfchen zusammengesetzt sind und daher wohl als den großen Tropfen der Schuppenzellen analog gelten dürfen (Fig. 15*a*). Dafür spricht auch, daß gelegentlich, wiewohl selten, im Stengelparenchym Zellen gefunden werden, welche statt eines Lipoïdkörpers, deren eine ganze Anzahl in verschiedener Größe und Verteilung enthalten, und zwar neben zahllosen kleinsten Tröpfchen, die dann oft nicht gleichmäßig im Zellinhalt verteilt liegen, sondern zu einem dichten Haufen gesammelt sind (Fig. 13 und 14). Auch die größeren Lipoïdkörper erscheinen manchmal gruppenweise vereint (Fig. 14). Einen besonders bemerkenswerten Fall liefert die in Fig. 13 dargestellte Zelle von Orobanche. Man sieht hier außer einem endständigen dichten „Körnchenhaufen“ noch eine ganze Anzahl Lipoïdkörper von verschiedener Größe, von denen einer sich durch besonders dunkle Färbung auszeichnet und offenbar dem sonst allein vorhandenen Hauptkörper entspricht. In diesem Falle konnte auch über das Vorhandensein des Kernes neben den Lipoïdkörpern kein Zweifel bestehen, da die Zelle am Rande des Präparates ganz isoliert lag. Einer Mehrzahl von mit Osmium sich schwärzenden Lipoïdkörpern begegnet man auch gelegentlich in den schmalen, langgestreckten Epidermiszellen von Orobanche-Arten (Fig. 16), die für gewöhnlich nur

ganz kleine Tröpfchen, dafür aber in außerordentlich großer Zahl enthalten. Hier sieht man nun fast regelmäßig einen Teil derselben zu einem Häufchen vereint, das außerdem oft noch einige größere geschwärzte Tröpfchen umschließt, deren ganzes Aussehen nicht zweifeln läßt, daß man es mit kleinen Lipoïdkörpern zu tun hat. Daraus darf man wohl schließen, daß die immer ganz homogen erscheinenden größeren Lipoïdkörper ihrem Wesen nach nichts anderes sind, als kompakte Anhäufungen derselben Substanz, aus der auch jene kleinen Krümel und Fleckchen bestehen, die bei Behandlung mit Osmiumsäure in den Zellen sichtbar werden. Zwischen einem, ich möchte sagen staubförmigen Niederschlag, dessen einzelne Teilchen an der Grenze der Sichtbarkeit stehen und verhältnismäßig großen schwarzen Tropfen, finden sich alle denkbaren Übergänge. Ich habe auch Fälle beobachtet, wo inmitten eines größeren Haufens kleinster Granula oder Tröpfchen ein kompakter, gewissermaßen verdichteter Kern sichtbar war.

Dennoch muß man, wie ich glaube, einen Unterschied machen zwischen den über den ganzen Innenraum einer Zelle gleichmäßig verbreiteten, krümeligen Ablagerungen lipoïder Substanzen und den örtlichen Anhäufungen kleinster Tröpfchen oder kompakter Lipoïdkörper. Letzterenfalls handelt es sich sicher nicht um eine einfache Aussonderung aus dem Plasma, sondern man hat in diesen Erscheinungen den Ausdruck einer ganz bestimmten, räumlichen Verteilung der mit Osmium sich schwärzenden Substanz in den betreffenden Zellen zu erblicken. Ein Lipoïdkörper muß wenigstens in der Anlage schon präexistieren. Daß dies aber auch hinsichtlich der kleinen Tröpfchen wenigstens in gewissen Fällen gilt, dafür spricht besonders der Umstand, daß, wie ich es bei Orobanche mehrfach beobachtet habe, jene schwarzen Granula in manchen Epidermiszellen überaus regelmäßig angeordnet erscheinen, und zwar in schrägen Reihen, so daß solche Zellen in der zierlichsten Weise schräggestreift erscheinen (Fig. 17). Dies alles schließt natürlich keineswegs aus, daß nicht in anderen Fällen ganz ähnliche Anhäufungen lipoïder, sich mit Osmium schwärzender Substanzen erst durch Reagentienwirkung in einer Zelle entstehen können — man denke an präformierte Fetttropfen und maskiertes Fett, welches erst frei gemacht werden muß —. Zum Vergleich verweise ich auf die Abbildung einer Blattzelle von Eloden (Fig. 15 *b*). Durch Behandlung mit Eau de Javelle war es hier zunächst durch Lösung der Chloroplasten zur Bildung eines großen Tropfens gekommen, der im wesentlichen aus lipoïden Substanzen der Stromata und darin aufgelösten Farbstoff be-

steht (vgl. meine Elodea-Arbeit in dieser Zeitschrift, pag. 582). Durch nachfolgende Osmiumbehandlung verkleinert sich der Tropfen und bildet nunmehr eine tiefschwarze Kugel, die den Lipoïdkörpern in den Stengelzellen von Monotropa oder Orobancha täuschend ähnlich sieht.

Ein außerordentlich interessantes Verhalten zeigen die gestielten mehrzelligen Drüsen, welche den ganzen Blütenstand von Orobanche dicht bedecken. Das Köpfchen derselben besteht aus einer Rosette von länglichovalen Zellen, die zusammen eine Art flachen Schirm bilden und bei der genannten Spezies im frischen Zustande mit intensiv gelben Tröpfchen dicht erfüllt sind. Der Stiel wird aus gestreckten, farblos durchsichtigen Zellen gebildet, deren Plasma den Zellraum ähnlich, wie bei Tradescantia in verzweigten Fäden durchzieht und zahlreiche ziemlich stark lichtbrechende, teils rundliche, teils unregelmäßig geformte Körperchen enthält. Der Kern dieser Stielzellen ist ziemlich groß, länglich geformt und liegt entweder in der Mitte oder wandständig. Die das Drüsenköpfchen tragende Endzelle unterscheidet sich, abgesehen von ihrer Kürze, im frischen Zustande nicht wesentlich von den übrigen, um so mehr aber nach Behandlung mit Osmiumsäure, wobei sie ausnahmslos und oft sehr stark dunkelt, indem sich nicht nur der Kern, sondern auch das Plasma in seiner Gesamtheit mehr oder weniger schwärzlich färbt, was bei den anderen Stielzellen nur selten in gleichem Grade der Fall ist. Meist bleiben diese ungefärbt oder nehmen nur einen leicht bräunlichen Ton an. Ich bemerke aber ausdrücklich, daß es Fälle gibt, wo auch eine oder die andere der tieferen Stielzellen sich ähnlich dunkel färbt, wie sonst nur die kurze oberste Endzelle (Fig. 18 *a*). Tiefschwarz färben sich sofort die gelben Drüsenzellen selbst, so daß man auf einen fettigen Inhalt schließen muß.

Könnte noch ein Zweifel bestehen, daß die oben besprochenen schwarzen Pseudokerne der Rindenzellen von Monotropa und Orobanche nichts mit dem eigentlichen Zellkern zu tun haben, so würde er durch den Befund der gleichen schwarzen Kugeln in einzelnen Stielzellen der Drüsen beseitigt, wo die Verhältnisse infolge der Durchsichtigkeit, und da es sich nur um eine einzige Reihe von Zellen handelt, überaus klar liegen (Fig. 18). Man erkennt in jedem solchen Falle neben dem Lipoïdkörper den wirklichen, ganz anders gestalteten Kern immer sehr deutlich. Er erscheint manchmal blaßgelblich gefärbt, zuweilen aber auch ziemlich stark gedunkelt und manchmal selbst schwärzlich, ist aber immer durch seine Spindelform leicht zu unterscheiden. Ich habe in den Stielzellen der Drüsen oft zwei schwarze Lipoïdkörper oder

auch eine noch größere Zahl gesehen (bis zu 8; Fig. 18 *c*), neben denen dann noch zahlreiche kleine schware Tröpfchen oder Körnchen im Zellinhalt zerstreut liegen. Da solche mit Osmium sich schwärzende Tropfen auch den Schließzellen der Spaltöffnungen nicht fehlen, so kann man wohl sagen, daß fast alle Zellen der genannten parasitischen Pflanzen ungewöhnlich reich an Lipoïdsubstanzen sind. Da dieselben als nahezu chlorophyllfrei gelten können — Orobanche enthält im Stengelparenchym spärliche blaßgrünlichgelb gefärbte Chloroplasten und ziemlich reichlich große Stärkekörner — und bei den grünen Pflanzen es hauptsächlich die Chlorophyllkörner sind, welche sich durch ihren Reichtum an Lipoïden (Lezithin) auszeichnen, so macht es fast den Eindruck, als ob in Fällen, wo das Chlorophyll fehlt, das Plasma dementsprechend reicher an solchen Substanzen wird. Ob dem wirklich so ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Soweit es das von mir gesammelte Material zuließ, habe ich mich bemüht, auch makrochemisch wenigstens das Vorhandensein von Lezithin, als dem zur Zeit best charakterisierten Phosphatid nachzuweisen. Es standen mir dazu 50 g trockener Pflanzen (Monotropa) zur Verfügung. Die möglichst fein zerkleinerte Masse stellt ein ganz schwarzes Pulver dar, welches etwa drei Monate unter Alkohol stand, der sich dabei allmählich dunkelbraun gefärbt hatte. Es wurde dann nochmals mit heißem Alkohol ausgezogen und die alkoholische Lösung auf dem Wasserbad bei 40° C bis zur Sirupkonzistenz eingeengt. Es bildeten sich an der Oberfläche bräunliche Krusten und auch in der Flüssigkeit entstand ein trübender Niederschlag. Bei der mikroskopischen Untersuchung fanden sich zahllose stark lichtbrechende Kugeln, sowie typische Myelinformen nebst Rosetten von Kristallnadeln, die wie Fettsäuren aussahen und sich wie die Tropfenbildungen mit Osmium sofort schwärzten. Der ganze Rückstand wurde nun mit einem Gemische von Alkohol und Äther ausgezogen, wobei ein unlöslicher dunkelbrauner Rest zurückblieb. Das Filtrat wurde wieder bei mäßiger Temperatur verdampft, der Rückstand abermals mit Äther aufgenommen, zur weiteren Reinigung mit Wasser und Kochsalzkristallen mehrmals stark ausgeschüttelt (vgl. Zeitschr. f. physiol. Chem. 1891, XV, pag. 405), im Scheidetrichter vom braungefärbten Wasser getrennt und die ätherische Lösung wieder verdampft. Dabei kam es dann zu reichlicher Ausscheidung stark lichtbrechender, meist warziger Kugeln und Kugelaggregate, die sich mit Osmium intensiv schwärzten. Eine Probe davon wird mit Salpetermischung verrieben und in der Platinschale verbrannt, der Rückstand in verdünnter HNO_3 gelöst, gekocht und mit Ammonium-

molybdat auf H_3PO_4 geprüft: Reichlicher gelber Niederschlag. Zur weiteren Identifizierung wurde nach dem von Hoppe-Seyler angegebenen Verfahren die Lezithinmasse eine Stunde mit gesättigtem Barytwasser gekocht, wobei ein dunkelbrauner unlöslicher Rückstand zurückblieb. Die noch immer bräunlich gefärbte Lösung wurde abfiltriert und durch Kohlensäure gefällt. Das Filtrat, auf dem Wasserbad eingedampft, enthält nun das Cholin und die Glyzerinphosphorsäure. Das erstere wird mit Alkohol aufgenommen und mit Platinchlorid in alkoholischer Lösung gefällt. Dabei schied sich das Doppelsalz in Form kleiner hellgelber Oktaïder (z. T. auch als gelbe Tröpfchen) ab. Der Rückstand, welcher die in Alkohol unlösliche Glyzerinphosphorsäure enthält, wurde in Wasser gelöst, filtriert und auf dem Wasserbad eingedampft. Der noch etwas feuchte Rückstand mit Salpetermischung verbrannt, in verdünnter Salpetersäure gelöst und mit Ammoniummolybdat versetzt, lieferte reichlichen gelben Niederschlag. Es kann also nicht bezweifelt werden, daß die Gewebe von Monotropa reichlich Lezithin oder, wie man bei der noch sehr mangelhaften Kenntnis pflanzlicher Phosphatide wohl richtiger sagen müßte, lezithinartige Substanzen enthalten. 50 g des trockenen Ausgangsmaterials hatten nicht weniger als 2,5 g noch unreines Rohlezithin geliefert. Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß die mit Alkohol erschöpfte Pflanzenmasse bei längerem (4 Wochen) Stehen unter Äther an diesen noch reichlich Stoffe von gleichem Charakter abgab. Im Rückstand des ätherischen Extraktes fanden sich neben den charakteristisch stark lichtbrechenden Kugeln auch noch blaßgelbe feinfaserige Rosetten einer offenbar anderen ätherlöslichen Substanz, ferner gelblichgraue Kristalldrusen von spießig blättrigem Bau. Aber auch jetzt enthielt die mit Alkohol und Äther extrahierte Pflanzenmasse noch immer reichlich Lipoïde. Um diese zu gewinnen, wurde nach einem für Bakterien erprobten Verfahren (vgl. Zeitsch. f. phys. Chem. 1913, 87, pag. 91) eine völlige Zerstörung der Struktur auf chemischem Wege bewirkt. Die schwarzbraune Masse von Pflanzenteilen wurde zunächst mit einer Mischung von zwei Teilen konzentrierter Schwefelsäure und einem Teil Wasser in einer Reibschale gut verrieben, wobei eine schwarze salbenartige Masse entstand, die mit Wasser ausgewaschen und dann mit 25 %iger Schwefelsäure 12 Stunden gekocht wurde. Der beim Filtrieren verbleibende Rückstand wurde am Filter mit Wasser bis zum Verschwinden der sauren Reaktion ausgewaschen und abgepreßt und mit Alkohol übergossen. Dieser färbte sich sehr bald bräunlich und hinterließ

beim Abdunsten einen Rückstand aus stark lichtbrechenden Tropfen und Fäden, die vielfach zu Häutchen verbunden waren und sich mit Osmium sofort intensiv schwärzten. Auch dieser Rückstand ergab beim Verbrennen mit Salpetermischung Phosphorsäurereaktion und bestand demnach wohl in der Hauptsache aus Phosphatiden.

Wenn diese Ergebnisse auch dringend einer weiteren eingehenderen Untersuchung bedürfen, so dürfen sie doch immerhin als eine erwünschte Bestätigung der Schlußfolgerungen gelten, zu denen das auffallende mikrochemische Verhalten der Gewebszellen von Orobanche und Monotropa führt.

Erklärung der Figuren auf Tafel IV u. V.

Fig. 1. Zellen aus einer Stengelschuppe von Monotropa nach Plasmolyse durch Kochsalzlösung. Der eine der gelbgefärbten stark lichtbrechenden Plasmaballen beginnt sich zu vakuolisieren.

Fig. 2. Eine plasmolysierte Zelle nach dem Eintauchen in heiße Kochsalzlösung. Man sieht stark lichtbrechende Myelinfiguren und einen dunkelgelben, wahrscheinlich den Kern einschließenden Pfropfen.

Fig. 3 *a*, *b* u. *c*. Plasmolysierte Zellen nach 24stündiger Einwirkung der Kochsalzlösung (vgl. Textbeschreibung).

Fig. 4. Eine mit Glyzerin plasmolysierte Zelle nach 48 Stunden. Die stark lichtbrechende gelb gefärbte Substanz hat sich teils um den Kern gesammelt, teils bildet sie eine dünne Rindenschicht der vakuolisierten Plasmamasse.

Fig. 5. *(a)* Schuppenzelle nach kurzer Behandlung mit Eau de Javelle. Der gesamte Zellinhalt hat sich zu einer großen gelben stark lichtbrechenden Kugel zusammengezogen. *(b)* Eine ebensolche Zelle mit Ausscheidung von zwei gelben Tropfen aus dem z. T. noch erhaltenen Inhalt.

Fig. 6. Schuppenzelle mit Eau de Javelle behandelt. Bildung eines klumpigen Inhaltskörpers, der vom Rande her sich zu vakuolisieren beginnt.

Fig. 7. Zwei Schuppenzellen nach Behandlung mit Eau de Javelle. *(a)* zeigt den zentralen Tropfen von einer Plasmahülle mit Kern umschlossen. *(b)* die letztere nach Verschwinden des Tropfens.

Fig. 8. Zwei Schuppenzellen nach Einwirkung einer Chloroformlösung. Bildung stark lichtbrechender Tropfen im Zellinhalt, die sich zu „Myelinfiguren" verbinden.

Fig. 9. Eine Stengelschuppe von Monotropa nach Osmiumbehandlung bei Lupenvergrößerung.

Fig. 10 *a*, *b*, *c*, *d*. Schuppenzellen mit Osmiumsäure behandelt.

Fig. 11. Tangentialer Längsschnitt durch das Rindenparenchym des Stengels von Monotropa mit Osmium behandelt.

Fig. 12. Ein Teil der Fig. 11 stärker vergrößert.

Fig. 13. Eine mit Osmium behandelte Bindeparenchymzelle von Orobanche mit mehreren Lipoïdkörpern und daneben einem deutlichen Zellkern *(n)*.

Fig. 14. Eine ebensolche Zelle mit 2—3 und 4 geteilten Lipoïdkörpern und einem Körnerhaufen.

Fig. 15. *(a)* Eine ebensolche Zelle mit einem größeren Lipoïdkörper und sehr zahlreichen kleinen schwarzen Tröpfchen. *(b)* Eine Blattzelle von Elodea, Eau de Javelle-Osmium.

Fig. 16. Epidermiszellen des Stengels von Orobanche nach Behandlung mit Osmium (vgl. Textbeschreibung).

Fig. 17. Ebensolche Zellen mit in schrägen Reihen geordneten geschwärzten Granulis- und Körnchenhaufen.

Fig. 18. *(a)* Eine gestielte Drüse von Orobanche mit Osmium behandelt. Das Köpfchen tief schwarz, außerdem ist auch die Halszelle sowie deren Kern stark gedunkelt und ebenso die mittlere Stielzelle, die neben dem Kern einen Lipoïdkörper enthält. *(b)* Eine Stielzelle mit drei Lipoïdkörpern und einem deutlichen Kern, der, wie auch das Plasmanetzwerk, stark gedunkelt erscheint. *(c)* Stielzelle mit mehreren Lipoïdkörpern.

Ist die Mistel (Viscum album L.) wirklich nur Insektenblütler?

Von **E. Heinricher.**

Mit 1 Tafel.

Die Tatsache, daß die Mistel von Insekten bestäubt wird, wurde schon von Koelreuter erkannt. Er beschrieb auch in allen Einzelheiten ihre Blüteneinrichtungen, welche er als im Dienste dieser Bestäubungsart stehend ansah [1]). Doch Koelreuter's Feststellung kam in Vergessenheit und die Mistel wurde dann als Windblütler gedeutet [2]), bis Löw [3]) die Insektenblütigkeit gewissermaßen zum zweiten Male entdeckte und Lindmann [4]), sowie Kirchner [5]) sie weiter bestätigten, letzterer insbesondere auch die wesentlichsten Bestäuber zu nennen vermochte.

Ein Versuch, den ich zunächst ganz anderer Ziele wegen ausführte, deutete aber mit Sicherheit darauf, daß die Bestäubung der Mistel teilweise auch durch den Wind erfolgt. Ein weiterhin besonders auf diese Frage zielender zweiter Versuch erwies ihre teilweise Windblütigkeit zweifellos.

Bei dem ersten Versuche handelte es sich um die Gewinnung eines Bastards zwischen einer Laubholz- und einer Nadelholzmistel. Bekanntlich hat v. Tubeuf [6]), auf Grund sehr eingehender Beobachtungen,

---

1) Fortsetzung der vorläufigen Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig 1763, pag. 71 f.

2) Engler, Natürliche Pflanzenfamilien, Teil III, Abt. 1. Loranthaceae, pag. 173.

3) Notiz über die Bestäubungseinrichtungen von Viscum album (Botan. Zentralbl. 1890, Bd. XLIII, pag. 128).

4) Einige Notizen über Viscum album (Botan. Zentralbl. 1890, Bd. XLIV, pag. 241).

5) Über einige irrtümlich für windblütig gehaltene Pflanzen (Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg 1893, 49. Jahrg., pag. 96).

6) Vortrag im Botanischen Verein in München 11. Nov. 1889 (Ref. im Botan. Zentralbl. 1890). Auch Appel „Beitr. zur Flora von Baden" (Mitt. d. Bad. botan. Vereins 1889) hatte sich dahin geäußert, „daß V. album an Laubholz-, V. laxum

zuerst erkannt, daß wir drei ernährungsphysiologische Rassen der Mistel zu unterscheiden haben: die Laubholzmistel, die Föhren- und die Tannenmistel, von denen die erstere nicht auf Nadelhölzer, die beiden letzteren nicht auf Laubhölzer überzugehen vermögen, und daß ebenso die Tannenmistel nicht Föhren, die Föhrenmistel nicht Tannen zu besiedeln vermag. Ich habe dann experimentell die Gültigkeit dieses Ausspruches bestätigt, auch folgte v. Tubeuf mit einer großen Anzahl von Versuchen. Später von mir durchgeführte sehr umfangreiche Versuche harren noch der Veröffentlichung. Es sei nur gesagt, daß sie die drei genannten Mistelarten als völlig sichergestellt erwiesen[1]). Schon in meiner Studie „Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel“[2]) habe ich aber auf das große Interesse hingewiesen, das die Prüfung von Samen hätte, die aus einer Kreuzung zweier der genannten Mistelrassen hervorgegangen wären. Wie sich die Keimlinge solcher Bastardsamen, gewonnen, sagen wir aus den weiblichen Blüten einer Laubholzmistel, die mit dem Blütenstaub

---

an Nadelholzunterlage gebunden zu sein scheint“ und somit zwei durch die Wirte bedingte Formen unterschieden. v. Tubeuf präzisierte seine Anschauungen neuerdings in dem Artikel „Die Mistel Viscum album auf der Fichte“ (Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft, Jahrg. 1906, pag. 351).

1) Zuerst wies ich in der Mitteilung „Beiträge zur Kenntnis der Mistel“ (Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft 1907, 5. Jahrg., pag. 357) nach, daß die Föhrenmistel nicht auf Laubholz, die Laubholzmistel nicht auf Föhren übergeht. Hecke „Kulturversuche mit Viscum album“ (ebendort, pag. 210) hatte vorausgehend festgestellt, daß die Apfelmistel nicht die Tanne zu besiedeln vermag. In der Abhandlung „Die Varietäten oder Rassen der Mistel“ (ebendort, pag. 321) berichtete v. Tubeuf über 1906 eingeleitete Infektionsversuche, die aber zur Zeit der Veröffentlichung (1907) noch nicht sichere Ergebnisse aufweisen konnten. Weiter ausgreifend sind die Versuche, welche meine Abhandlung „Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel“ (Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenkunde usw. 1911, 2. Abt., Bd. XXXI, pag. 255) brachte. In ihr wurde nachgewiesen, daß die Kiefernmistel nicht auf die Tanne, die Tannenmistel nicht auf die Kiefer überzugehen vermag, letztere ebensowenig Laubholz besiedeln kann. Zahlreiche Versuche sind weiters in der Arbeit v. Tubeuf's „Mistelinfektionen zur Klärung der Rassenfrage“ mitgeteilt, die gleichfalls für die Berechtigung der Unterscheidung der drei genannten Mistelrassen sprechen. Das größte Zahlenmaterial hierfür dürften aber meine Versuchsreihen aus den Jahren 1910, 1911 und 1912 bieten, zu deren Veröffentlichung ich leider bisher nicht gekommen bin. Inzwischen (Zusatz gelegentlich der Korrektur) ist mir v. Tubeuf's Abhandlung „Über die Begrenzung der Mistelrassen und die Disposition ihrer Wirtspflanzen“ (Z. f. Pflanzenkrankheiten, 1917, Bd. XXVII) zugekommen, die gleichfalls über außerordentlich umfangreiche Versuchsreihen berichtet und neue Stützen zur Rassenfrage enthält.

2) pag. 260.

einer Föhren- oder Tannenmistel belegt worden war, verhalten würden, wenn sie einerseits auf Zweige der betreffenden Laubholzart, andererseits auf die der Föhre oder Tanne zur Aussaat gelangten?

Die Gewinnung solcher Samen suchte ich im Frühjahr 1916 von einem weiblichen Busch einer auf Crataegus fußenden Mistel, die mit dem Pollen einer Tannenmistel künstlich bestäubt wurde, zu erzielen. In den ersten Februartagen wurde eine Anzahl von Mistelpflanzen, die auf dem Weißdorn wuchsen, entfernt, drei Pflanzen aber belassen: eine männliche, zwei weibliche.

Die männliche und die kleinere weibliche Pflanze wurden je in einen Pergaminbeutel gesteckt, bei der zweiten, einen großen Busch bildenden weiblichen Pflanze, blieb aber der größte Teil desselben ohne eine solche Hülle, nur ein stärkerer Ast mit seinen Zweigen wurde gesackt. Während der ganz mit Pergaminhülle versehene Busch zu geeigneter Zeit vorübergehend entschleiert und seine Blüten mit Tannenmistelpollen (4. März) bestäubt wurden, blieb der gesackte Zweig des großen weiblichen Busches bis 11. April, einer Zeit, da die Misteln 1916 bei uns bereits lange abgeblüht hatten, in seiner Hülle. Ich stellte mir eben die Frage, ob an diesem vom Insektenbesuche ausgeschlossenen Buschpartien, an denen auch künstliche Bestäubung unterblieb, tatsächlich die Entwicklung jeder Frucht unterbleiben würde. Die Entscheidung dieser Frage war ja auch mit Rücksicht auf den angestrebten Bastardierungsversuch wichtig; nur wenn jener Zweig beerenlos geblieben wäre, wäre auch jede am gesackten und künstlich bestäubten Busch entstandene Beere als eine „Bastardbeere“ mit voller Sicherheit zu bezeichnen gewesen [1]).

Es entstanden aber auch am gesackt gewesenen Zweigsystem des großen weiblichen Busches Beeren! Am 15. Sept. wurden an ihm 11 Beeren gefunden. Allerdings war der übrige nicht gesackt gewesene Busch viel reicher an Beeren, besonders an jener Seite, die nach dem nahestehenden männlichen Busch gewendet war. Es war durch diesen Befund schon wahrscheinlich, daß die Beeren an den gesackt gewesenen Zweigen infolge von Windbestäubung entstanden waren. An Parthenokarpie war kaum zu denken. Auch wurde durch Untersuchung festgestellt, daß jede Beere ihren Samen und dieser einen Embryo enthielt.

---

1) Um Störungen durch Niederschläge zu vermeiden, war über dem die Mistelbüsche tragenden Crataegus auf vier Pflöcken ein Dach errichtet worden.

Gegen die Windbestäubung konnte nur der Einwurf gebracht werden, daß die Pergaminhülle vom gesackten Zweig zu früh (11. April) entfernt worden war; es hätten, wenn auch in der Nähe die Misteln schon abgeblüht waren, von fern her Insekten noch Blüsenstaub mitbringen können, da an schattigen Standorten in der ersten Aprilhälfte wohl immer noch blühende Mistelbüsche zu finden sind.

Das bewog mich, einen Kontrollversuch anzustellen, der speziell die Frage nach der Windblütigkeit entscheiden sollte. Ich führte ihn 1917 aus. Ein Apfelbäumchen trug drei Mistelbüsche, einen männlichen und zwei weibliche. Am 6. März (die bishin andauernde rauhe Witterung hatte selbst in unserem sehr sonnig gelegenen Garten das Blühen der Mistel noch völlig verhindert) wurde der stärkere weibliche Busch in einen Pergaminsack eingeschlossen. In nächster Nachbarschaft stand der männliche und der zweite etwas kleinere weibliche Busch. Über dem Apfelbäumchen wurde auf vier Pflöcken ein Dach angebracht, um einen störenden Einfluß von Niederschlägen zu vermeiden. Est am 24. Mai wurde dieses Dach, gleichzeitig der Pergaminbeutel vom erwähnten weiblichen Busch entfernt. Zu der Zeit war am ungesackt verbliebenen weiblichen Stock die begonnene Entwicklung der Beeren bereits deutlich. Während an diesen wohl fast alle weiblichen Blüten Beeren ansetzten, schienen am zweiten zwar die meisten Blüten unbefruchtet geblieben zu sein, doch bei einigen ebenfalls Beerenentwicklung vor sich zu gehen. Tatsächlich konnte ich am 14. Dez. an dieser Pflanze acht wohlentwickelte Beeren, an der ungesackt gewesenen, etwas kleineren, 30 nachweisen.

Hiermit erscheint mir sicher festgestellt, daß die Mistel teilweise auch Windblütler ist.

Eine ähnliche Kombination von Insekten- und Windblütigkeit sah ich mich genötigt, auf Grund meiner Studien auch bei der Zwergmistel, Arceuthobium Oxycedri, anzunehmen.

Es ist zwar richtig, daß bei der Mistel (wie bei Arceuthobium) an den Blüten die typischen Eigenschaften der Windblütler fehlen, aber die Bedingungen für diese Bestäubungsart sind dennoch dadurch, daß männliche und weibliche Stöcke oft unmittelbar nebeneinander stehen, nicht zu ungünstige.

Die gleichzeitige Insektenblütigkeit der Mistel steht ja außer Frage, ob aber alle die Einrichtungen, die im Sinne dieser von den Autoren als vorhanden genannt wurden, zutreffen, erscheint mir fraglich. Ich wurde zu einer Prüfung des Gegenstandes erstlich durch den Nachweis der partiellen Windblütigkeit veranlaßt, dann aber auch durch die rege

gewordene Frage, ob nicht auch bei der Mistel fettes Öl in den weiblichen Blüten abgeschieden werde, wie ich es bei ihrem Verwandten, Arceuthobium, interessanterweise nachweisen konnte[1]).

Besehen wir uns, was die Blütenbiologen an Einrichtungen, die für Insektenblütigkeit der Mistel sprechen sollen, gefunden haben oder doch vorzufinden vermeinten. Zwei Momente führt schon Koelreuter an, 1. daß der Samenstaub an der Oberfläche mit feinen, kurzen Stacheln besetzt ist, „die das meiste dazu beitragen, daß er so stark unter sich zusammenhängt"; 2. die in „beyderley Blüten befindliche süße Feuchtigkeit". Dem fügt dann Löw hinzu: 3. einen deutlichen angenehmen Duft, den auch Lindmann und Kirchner anführen. Lindmann sieht noch 4. „einen ganz ausgezeichneten extrafloralen Schauapparat" in dem großen dicken Internodium unterhalb des kleinen Blütenstandes gegeben, der sich durch hellgelbe Farbe von den jüngeren, blütentragenden ockergelben Teilen abheben soll.

Nun, ich muß wohl sagen, daß mir das Hervorholen eines extrafloralen Schauapparates bei der Mistel etwas viel Phantasie zu beanspruchen scheint und will diesen vierten Punkt als erledigt betrachten.

Das wichtigste und zweifellos zutreffende Moment ist unter 1. genannt: der mit Stacheln an der Oberfläche versehene und zu flockigen Ballen sich sammelnde Pollen. Dies und der tatsächlich erfolgende Insektenbesuch erweisen die Insektenblütigkeit mit aller Sicherheit. Auch sind die größeren männlichen Blüten, zumal am Laubholz, zur Zeit, da die Bäume ihr Laub noch nicht ausgetrieben haben, nicht so unansehnlich. Sind doch selbst bei der Zwergmistel zur Zeit der Blüte die männlichen Pflanzen durch die große Häufung der vielen, wenn auch kleinen Blüten, recht hervortretend.

Hingegen fehlen den männlichen Blüten, sowohl der Mistel als von Arceuthobium, die das Stäuben erleichternden Einrichtungen der Windblütler (Hängeblüten oder lange Filamente an den Staubblättern, ebenso explosionsartiges Austreten des Pollens) so wie auch glatter, sich nicht zusammenballender Pollen. Wohl aber erfolgt die Erzeugung

1) E. Heinricher, Über Bau und Biologie der Blüten von Arceuthobium Oxycedri (DC.) MB. (Sitzungsber. d. Kais. Ak. d. Wiss. in Wien, mathem.-naturw. Kl., 1915, Abt. I, Bd. CXXIV). Wie ich nachträglich bemerkte, hat die Ausscheidung eines Flüssigkeitstropfens an der weiblichen Blüte von Arceuthobium schon v. Tubeuf beobachtet, ihn aber allerdings als Nektar angesprochen (die Angabe findet sich in v. Tubeuf's Abhandlung „Infektionsversuche mit der rotfrüchtigen Mistel Viscum cruciatum" [Naturwissenschaftl. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft 1913, 11. Jahrg., pag. 158]).

von Blütenstaub in den eigenartigen Antheren der Mistel reichlich. Der Pollen quillt in Massen aus der geöffneten Blüte hervor und da er meist nur zu kleineren Flocken vereinigt bleibt, wird er immerhin leicht durch Luftströmungen verteilt und ist die Wahrscheinlichkeit, daß an weiblichen Büschen, die in der Nähe stehen, ein beträchtlicher Teil der Blüten bestäubt wird, ziemlich groß. Die mitgeteilten Versuche bestätigen dies. Betrachten wir den zweit angeführten Versuch, so ergab die nicht gesackte weibliche Pflanze 30, die gesackte 8 Beeren, also Beeren annähernd im Verhältnis von 4:1. Dabei ist aber zu bedenken, daß von den 30 Beeren des nicht gesackten Stockes ebenfalls ein Teil der Blüten durch den Wind bestäubt worden sein kann und wenigstens die Bestäubung aller durch Insekten recht fraglich erscheint; dann aber haben wir bezüglich der gesackten Pflanze zu erwägen, daß den durch den Wind verwehten Pollenflöckchen ein teilweises Hemmnis aus der Pergaminhülle erwuchs. So manches Pollenflöckchen wird an ihr haften geblieben sein, nur ein Bruchteil des Pollens wird durch die Maschen des Gewebes weibliche Blüten erreicht haben. Es ist gewiß nicht zu weit gegangen, wenn man schließt, daß ohne Pergaminhülle die Zahl der windbestäubten Blüten doppelt so hoch ausgefallen wäre.

Die zweifache Art der Bestäubungsmöglichkeit erscheint für die Mistel auch sehr zweckmäßig. Sie blüht in einer Periode, die häufig von Witterungsumschlägen begleitet ist. Sonniges, warmes Wetter kann das Blühen schon im Februar und den ersten Märztagen hervorrufen. Es folgt diesem Wetter aber häufig wieder Frost oder Schneefall, die das Insektenleben zurückdrängen. Durch die Windbestäubung ist dann gesorgt, daß die Misteln auch in solchen Fällen noch immer reichlich fruchten können.

Als zweite Einrichtung, welche vorhanden und ein Kennzeichen der Insektenblütigkeit der Mistel sein soll, wird Nektarbildung in den Blüten bezeichnet. Schon Koelreuter erwähnt die in „beyderley Blüten befindliche süße Feuchtigkeit“. Löw schreibt über die männliche Blüte: „Die innere Aushölung im Basalteil des becherförmigen männlichen Perigons wird von einem Nektarium überzogen, dessen anatomischer Bau nicht näher studiert wurde (von mir gesperrt H.), die Honigabsonderung war jedoch an völlig frischen Blüten, die an einem sonnigen und warmen Tage gesammelt und kurz darauf untersucht wurden, vollkommen deutlich und veranlaßte wahrscheinlich auch den erwähnten Orangengeruch“, und von der weiblichen: „Das Nektarium liegt hier als schwachdrüsiger Ring in der Aushöhlung

zwischen der Basis des Perigons und dem halsförmig eingeschnürten Grunde des Narbenkopfes."

Hingegen konnte Lindmann „keine Honigtropfen" in den Blumen finden; „auch durch die Probe mit der Fehling'schen Flüssigkeit konnte ich keinen Zucker nachweisen". Er schreibt diesen negativen Befund einem vielleicht zu vorgeschrittenen Entwicklungszustand der Blüten zu.

Kirchner aber schließt sich bezüglich des Nektars Koelreuter und Löw an: „in beiderlei Blüten war trotz des trüben und etwas windigen Wetters (17. März) abgesonderter Nektar deutlich zu erkennen. Die männlichen Blüten enthielten im allgemeinen weniger davon, als die weiblichen, in denen der Nektar bisweilen oben an den Perigonzipfeln hervordrang."

Bezüglich des Vorkommens von Nektar und solchen absondernden Organen, Nektarien, führen mich meine Untersuchungen an die Seite Lindmann's. Wie schon erwähnt, dachte ich an die Möglichkeit, daß, besonders in der weiblichen Blüte, so wie in der von Arceuthobium, das ausgeschiedene Sekret, ein fettes Öl wäre. Ich suchte aber vergeblich nach einem Sekret überhaupt, sowohl in den männlichen als in den weiblichen Blüten. Ich konnte weder eines wahrnehmen, noch durch Einführen von Seidenpapierstreifchen feststellen, obschon ich frisch geöffnete und auch ältere Blüten untersuchte. Ebenso konnte ich mittels der anatomischen Prüfung kein Organ feststellen, das den Charakter einer Nektariendrüse zeigen würde. Ich glaube deshalb, daß die betreffenden Beobachter einer Täuschung anheim fielen.

Betrachten wir uns zunächst die weibliche Blüte, bei der nach Kirchner das Sekret reichlicher sein soll als bei der männlichen und deren Nektarien nach Löw „als schwachdrüsiger Ring in der Aushöhlung zwischen der Basis des Perigons und dem halsförmig eingeschnürten Grunde des Narbenkopfes liegt". Löw hebt hervor, daß er den anatomischen Bau des Nektariums nicht näher studiert habe[1]). Es zeigen aber Schnittserien durch die weibliche Blüte auch nichts von dem „schwachdrüsigen Ring", den Löw anführt. Wie die photographische Wiedergabe eines medianen Längsschnittes (Fig. 1 der Taf.) ergibt, kann man überhaupt nirgends etwas von einem Nektarium erkennen.

---

1) Diese Bemerkung ist allerdings der männlichen Blüte beigefügt.

Der Narbenkopf ist von gestreckten, mehr oder weniger palisadenförmigen und schwach papillösen Zellen ohne Kutikula bedeckt, die übrige Oberfläche des Gynäceums von stark kutikularisierten Zellen. An dem mit Hämatoxylin gefärbten Schnitte tritt die kutikularisierte Außenwandung durch kanariengelbe Färbung hervor, im relativ schwach vergrößerten Bilde [Fig. 1 der Tafel] [1]) als weißlicher Streifen, ähnlich wie die kutikularisierten Außenwände der Zellen an der Unterseite der Perigonblättchen. Freilich sind sie bei diesen noch um Vieles mächtiger. Diese Zone zwischen Narbenkopf und Perigonansatz ist bestimmt kein Nektarium. Wie man sieht, fehlt aber auch am Grunde, wo das Perigon sitzt, jede Andeutung eines Ringwalles. Ebenso vermisse ich an den Perigonblättchen gänzlich Zellen von drüsigem Ansehen. Wie der unter Benützung einer photographischen Aufnahme gezeichnete Längsschnitt durch ein solches (Fig. 2) dartut, sind die Außenwände an der innenseitigen Epidermis zart, während die der außenseitigen außerordentlich dickwandig und in ihrer ganzen Mächtigkeit kutikularisiert sind. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man allerdings, daß zwar kutikularisierte Schichten an der oberseitigen Epidermis ganz fehlen, ein sehr zartes Kutikularhäutchen aber wohl unterschieden werden kann. Wenn nun auch drüsige Elemente den Perigonblättchen gänzlich fehlen, so läßt sich doch an die Möglichkeit denken, es könnte seitens der zarten Epidermis eine leichte Schleimabsonderung vorkommen; indessen vermochte ich, wie schon erwähnt, eine Sekretbildung überhaupt nicht nachzuweisen.

Ähnlich negativ verlief die Suche nach einem nektarienartigen Gewebe in den männlichen Blüten. In Fig. 3 ist die photographische Aufnahme eines Längsschnittes durch eine männliche Blüte wiedergegeben (Vergr. 18). Wird eine solche makroskopisch betrachtet, so kann das grüne, chlorophyllreiche Gewebe, das den Grund deckt und sich in den Buchten zwischen den freien Teilen der Perigonblättchen mit den ihnen angewachsenen Antheren etwas aufwärts zieht, nektarienartig erscheinen. Doch zeigt die Untersuchung, daß die Epidermis an diesem Orte Kutikularschichten aufweist, ganz ähnlich, wie ich es in den männlichen Blüten von Arceuthobium fand. Das unter der Oberhaut liegende Gewebe gemahnt zwar etwas an ein Meristem, kann aber

---

1) Die in Fig. 1 unterhalb der Narbe sichtbaren großen Lücken sind, nach Untersuchungen, die angeregt durch mich, Dr. Löffler über die Entwicklungsgeschichte der Mistelbeere durchgeführt hat, keine Artefakte, sondern treten im natürlichen Entwicklungsgang auf. Sie verschwinden aber späterhin wieder. Die Abhandlung Dr. Löffler's dürfte 1919 erscheinen.

keineswegs als drüsenartig bezeichnet werden. Auch in den männlichen Blüten würde man am ehesten die peripherisch um die Loculi, oberhalb und seitlich derselben an den Perigonblättchen, vorhandenen zarten Epidermiszellen, die den gleichen Bau haben, wie die für die Oberseite der Perigonblätter der weiblichen Blüte beschriebenen, als einer Sekretion eventuell verdächtig ansehen. In Fig. 4 ist die Randpartie eines Querschnittes durch ein Perigonblatt und das mit ihm verwachsene Stamen (in der Region des in Fig. 3 seitlich eingezeichneten Pfeiles etwa) stärker vergrößert wiedergegeben. Man sieht die starke Verdickung der Epidermis an der Unterseite, die, sowie die Kutinisierung, an der Oberseite rasch abnimmt und dann in zartwandigen Zellen mit sehr dünner Außenwand, ohne Kutikularschichten, doch aber mit sehr zartem Kutikularhäutchen zu äußerst, ihre Fortsetzung findet und sich bis an die äußerste, im Bilde noch angedeutete Pollenkammer (*l*) erstreckt. Den gleichen Charakter hat die Epidermis auch oberhalb der Loculi, an den Innenseiten der Perigonzipfel.

Was die dritte angeführte, im Dienste der Insektenblütigkeit stehende Einrichtung, den Duft der Blüten, betrifft, so will ich ihrem Vorhandensein weniger entgegentreten als der zweiten. Die Wahrnehmung von Duft geben Löw wie sein Begleiter Taubert, Lindmann und auch Kirchner übereinstimmend an, wenn schon die erstangeführten ihn mit dem von Orangenblüten vergleichen, die letzteren mit dem von Äpfeln („Apfelmus“ nach Lindmann, „reifen Äpfeln“ nach Kirchner). Ich konnte keinen Duft wahrnehmen, doch ist es immerhin möglich, daß mein Riechorgan dazu nicht fein genug organisiert ist. Hervorzuheben ist nur, daß der Vermutung Löw's, der Duft gehe vom Nektar aus, entgegensteht, daß Lindmann den Duft sehr merklich wahrgenommen haben will, hingegen eine Nektarbildung nicht nachweisen konnte.

Auf Grund meiner Beobachtungen gelange ich zur Auffassung, daß wir es bei der Mistel nur mit **Pollenblumen** zu tun haben, wie auch bei Arceuthobium die männlichen Blüten ihren noch nachzuweisenden Besuchern nur Pollen darzubieten vermögen. Sehr in diesem Sinne scheint mir die interessante Beobachtung Kirchner's zu sprechen, daß die Bienen durchaus nur die männlichen Mistelbüsche besuchen. Er sagt: „Ich habe sie (die Bienen) lange Zeit beobachtet, aber regelmäßig gefunden, daß sie die weiblichen, kleineren, schwach duftenden und pollenlosen Blüten selbst dann verschmähten, wenn männliche und weibliche Stücke in nächster Nachbarschaft wuchsen; die Honigbienen sind also unnütze Besucher der Mistelblüte.“ Ich

meine, das spricht auch für den Mangel eines Nektariums in der weiblichen Blüte, denn wäre Nektar in ihnen zu holen, würden die Bienen sie nicht achtlos beiseite lassen. Die intelligenten Bienen besuchen eben nur die männlichen, ihnen Pollen darbietenden Blüten, die weniger intelligenten, eigentlichen Bestäuber (die von Kirchner festgestellten Fliegen der Gattungen Pollenia, Spilogaster) lassen es sich nicht verdrießen, auch die weiblichen Büsche neben den männlichen nach Darbietungen abzusuchen.

Zusammenfassung.

Versuche erwiesen, daß die Mistel nicht nur Insektenblütler, sondern teilweise windblütig ist und, obgleich ihren Blüten die typischen Merkmale der Windblütler fehlen, die Windbestäubung zu recht beträchtlichem Prozent ein Fruchten ermöglicht. Dazu führt offenbar: die relativ reiche Bildung von Pollen, der, wenn auch mit Stacheln an der Exine versehen, doch nur in kleineren Flocken zusammenhaftet, besonders aber die unmittelbare Nachbarschaft, in der männliche und weibliche Mistelbüsche häufig an den Wirtbäumen stehen.

In anbetracht der frühen Blütezeit der Mistel, in der oft Witterungsumschlag das Insektenleben stark zurückdrängt, erscheint die zweifache. Art der Bestäubungsmöglichkeit sehr zweckmäßig und ihr zufolge scheint auch ein Ausfall des Fruchtens bei der Mistel nie vorzukommen.

Außer dem sich ballenden, oberflächlich mit Stacheln besetzten Pollen wurden als Einrichtungen, die der Insektenblütigkeit dienen, noch hervorgehoben: die Ausscheidung von Nektar (Koelreuter, Löw, Kirchner), Duft der Blüten (Löw, Lindmann, Kirchner) und das Vorhandensein eines extrafloralen Schauapparates (Lindmann).

Letztere Annahme wird ohne weitere Diskussion abgelehnt. Es konnte aber auch keine Nektarausscheidung nachgewiesen werden und ebenso ließ die anatomische Untersuchung Organe, welche die Ausscheidung besorgen würden, nicht erkennen. Weniger bestritten wird das Vorhandensein eines charakteristischen Duftes der Blüten, obschon Verfasser hervorhebt, einen solchen nicht wahrgenommen zu haben.

Aus den Befunden wird geschlossen, daß es sich bei der Insektenblütigkeit der Mistel nur um „Pollenblumen" handle, womit die von Kirchner verzeichnete Beobachtung Erklärung findet, daß die Bienen nur die männlichen Stöcke besuchen. Die weniger intelligenten, eigentlichen Bestäuber, Fliegen, lassen sich aber auch das Absuchen der weiblichen Pflanzen nicht verdrießen.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität, im Mai 1918.

Nachschrift.

Als die vorliegende Mitteilung fertig vorlag, erfuhr ich von befreundeter Seite aus Berlin, daß in einer Festschrift der „Gesellschaft Luxemburger Naturfreunde" ex 1915 eine Abhandlung über die Mistel von Prof. Dr. Edm. J. Klein enthalten sei, in der die Mistel als Windblütler erklärt werde. Dies bewog mich, mein Manuskript zurückzuhalten und mich zu bemühen, Einsicht in die genannte Abhandlung zu gewinnen. Wohl infolge des Krieges war die erwähnte Festschrift noch nicht an den Innsbrucker „Naturwissenschaftlich-medizinischen Verein" gelangt, der im Schriftentausch mit der genannten Luxemburger Gesellschaft steht. Erst jetzt bin ich, dank der Bemühungen Prof. Dr. v. Dalla Torre's, in die Lage versetzt, in die Abhandlung Klein's „Die Mistel (Viscum album) und ihre Verbreitung im Großherzogtum Luxemburg" Einblick zu nehmen. Dieselbe bringt nach der im Titel spezieller hervorgehobenen Richtung sehr Interessantes und verdient dankende Anerkennung, hingegen stehen die vorangehenden, der Biologie und Physiologie der Mistel gewidmeten Abschnitte nicht auf zeitgemäßer Höhe; es werden mehrfach längst berichtigte, irrtümliche Auffassungen wiederholt und auch von der zugehörigen älteren Literatur ist vieles übersehen. Ungünstig fügte es sich allerdings auch, daß mehrere maßgebende Studien zur Biologie und Physiologie der Mistel erst nach Abschluß des Manuskriptes durch Prof. Klein (Sept. 1914) erschienen.

Entgegen der jetzt bei den Blütenbiologen geltenden Anschauung, daß die Mistel insektenblütig sei, spricht sie Klein sehr apodiktisch als windblütig an, wie folgende Zitate erweisen. S. 19. heißt es: „Die Mistel ist durchweg windblütig. die Bestäubung findet um jene Zeit statt, wo der befallene Baum sein Laub abgeworfen hat, wo also der

Wind nicht behindert wird, den Staub aus den Pollenkammern auf die Narbe zu verfrachten. Die Windbestäubung erfolgt mit großer Sicherheit, denn fast jedes Jahr setzen die weiblichen Blüten zahlreiche Beerenfrüchte an", und wieder S. 28: „Die Mistel ist, wie schon gesagt, durchweg Windblütler, ihre Verbreitung ist also nicht abhängig von jener bestimmter Insekten, die als Bestäubungsvermittler einzugreifen hätten."

Wie Prof. Klein zu der Überzeugung von der Winblütigkeit gekommen ist, wird nicht erwähnt, über bezügliche Versuche nichts mitgeteilt. Vermutlich fußt er auf der Angabe Engler's in des letzteren Bearbeitung der Loranthaceen in den natürlichen Pflanzenfamilien, die aber späterhin durch das Neuauffinden der schon durch Koelreuter festgestellten Insektenblütigkeit durch Löw und die anderen eingangs erwähnten Blütenbiologen als gänzlich widerlegt galt. Diese Annahme wird dadurch wahrscheinlich, daß auch eine zweite irrige Angabe Engler's bei Prof. Klein wieder erscheint. S. 19 heißt es: „Die Blütezeit fällt in den April, im Süden etwas früher, die Befruchtung folgt auf die Bestäubung erst im nächsten Frühjahr (von mir gesperrt H.), die Entwicklung der Frucht dauert dann noch 9 Monate." Freilich ganz übereinstimmend ist dies mit der erwähnten Angabe Engler's nicht, denn dort[1]) heißt es: „Sowohl bei Viscum album wie bei Arceuthobium oxycedri erfolgt die Bestäubung im Herbst, aber die Befruchtung erfolgt erst im nächsten Frühjahr und die Reife erst im November oder Dezember."

Jedenfalls geht hervor, daß Beweisendes für die Windblütigkeit der Mistel die Arbeit Prof. Klein's nicht enthält. Als nicht zurechtfertigend muß noch hervorgehoben werden, daß vielfach Ergebnisse und auch ganze Zitate aus Arbeiten anderer Forscher gebracht werden, diese, wie Kerner, v. Tubeuf, Koernicke, Heinricher u. a. m. auch genannt werden, aber nirgends Titel und Erscheinungsort der betreffenden Abhandlung angegeben wird. So wird z. B. in dem Abschnitte „Bekämpfung der Mistel" ein Zitat von Dr. Molz-Flörsheim gebracht, der auf Versuche von mir sich stützend ein Bekämpfungsverfahren empfiehlt. Mir war dies nicht bekannt und es ist begreiflich, daß man Interesse hat, den Ort, wo eine solche Mitteilung erfolgte, zu wissen, was aber bei dem von Prof. Klein eingehaltenen Vorgange leider unmöglich ist.

Innsbruck, Ende August 1918.

---

1) D. natürl. Pflanzenfamilien, III. T., Abt. 1, pag. 173.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI.

Alle Bilder betreffen Viscum album.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch die weibliche Blüte. Mikrophotographische Aufnahme eines mit Pikrokarmin gefärbten Schnittes. Vergr. 50.

Fig. 2. Längsschnitt durch ein Perianthblatt der weiblichen Blüte. Nach einer Mikrophotographie gezeichnet, um die zarte Epidermis der Oberseite gegenüber der derben der Unter- (Außen) seite zu zeigen. Die Außenwände der oberseitigen Epidermis wären besser in der Weise, wie in Fig. 4, darzustellen gewesen. Vergr. 80.

Flg. 3. Längsschnitt durch die männliche Blüte, nach einem mit Hämatoxylin gefärbten Präparate aufgenommen. Vergr. 18.

Fig. 4. Der peripherische Teil eines Querschnittes durch das Perianthblatt einer männlichen Blüte. l = die Höhlung der äußersten Pollenkammer. Unter Zugrundelegung einer Mikrophotographie gezeichnet, um die Zartheit der Zellen der oberseitigen Epidermis (im Umkreis der Lokulamente) vorzuführen. Vergr. ungefähr 80.

Von der Selaginella helvetica im Vergleiche mit den anderen europäischen Selaginella-Arten.

Von **H. Bruchmann.**

Mit 10 Textfiguren.

Die der Schweiz gewidmete Selaginella ist zwar die verbreiteste der drei in Europa einheimischen Arten dieser Gattung, doch aber die noch am schlechtesten gekannte, und meines Wissens, nach Hofmeister keiner eingehenden Untersuchung auf ihre Entwicklung unterzogen worden. Schon die Angaben Hofmeister's über die Keimung der Sporen dieser Art hätten zu einer Nachprüfung anregen können. Mich haben zwar schon die S. spinulosa und die S. denticulata beschäftigt[1]); da ich aber die Gelegenheit hatte, Sporen von der S. helvetica zu erhalten und deren Keimung zu sehen, so will ich auch noch dieser Art in Gegenüberstellung der beiden anderen einige Zeilen widmen.

Die S. helvetica zeigt, wie auch die S. denticulata, mit ihren kriechenden, dorsiventralen und reichverzweigten Sprossen, ferner mit ihrer Bewurzelung durch die an den Verzweigungsstellen hervortretenden Wurzelträger und den vierzeilig gestellten Blättern in zwei verschiedenen Größen, den typischen Selaginellencharakter. Bei dieser Wachstumsweise, bei der die immer aufs neue entstehenden Tochtersprosse in sich voneinander entfernenden Richtungen weiterwachsen und verzweigen, entstehen nach dem Absterben der Muttersprosse fortgesetzt in stetig gesteigerter Anzahl selbständige Pflanzen. Zu dieser unbegrenzten vegetativen Vermehrung kommt noch die durch Sporen hinzu.

Diesen Arten gegenüber nimmt die S. spinulosa eine Sonderstellung ein, als gehöre sie einer anderen Gattung an. Ihre aufstrebenden Sprosse tragen gleiche Blätter in spiraliger Anordnung und vermögen sich nicht zu bewurzeln. Jeder Sproß zweigt nur zwei alternierende Tochtersprossen ab, wächst darauf zu einer Blüte aus und stirbt ab. Die aus der Mutterspore geborene Pflanze bleibt somit für

---

1) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa Al. Br. Gotha 1897, F. A. Perthes. — Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora 1912, Bd. CIV.

ihre Lebensdauer ein einziges Individum. Das ausdauernde Hypokotyl allein bringt unter sekundärem Dickenzuwachs die nötigen Wurzeln hervor. Dieser Art fehlt somit die vegetative Vermehrungsweise der beiden anderen Arten. Sie ist nur auf die Vermehrung durch Sporen angewiesen.

Alle drei Arten erzeugen in ihren, die Spezies charakterisierenden Blütenähren reiche Sporenmengen beiderlei Geschlechts.

Von der Sporenkeimung der S. helvetica berichtet Hofmeister[1]), daß bei gleichzeitiger Aussaat beider Arten die männlichen zuerst keimten und Spermatozoiden entließen, die sich nur träge bewegten. Die weiblichen Sporen, die dann weit später keimten, brachten keine Keimpflanzen hervor, welches Ergebnis auch Spring[1]) schon vorher von seinen Aussaaten der Sporen dieser Art angegeben hatte. In solcher ungleichen Keimungszeit der beiden Sporenarten erblickte Hofmeister das Mißlingen seiner Aussaaten. Stellte er aber zu solcher Aussaat gute fruchtbringende Pflanzen der gleichen Art, damit zu den spät keimenden weiblichen Sporen frühkeimende männliche in Verbindung treten konnten, so erhielt er binnen kurzer Zeit Embryonen.

Zur Nachprüfung der Sporenkeimung der S. helvetica konnte ich leider nur zu einem Aussaatsversuche kommen. Die Sporen hierzu stammten aus Salzburgs Umgebung und wurden im Herbste 1911 geerntet und ausgesät. Im Februar darauf fand ich reife Mikrosporen vor. Ich sah geöffnete und solche, die sich öffneten und die Spermatozoidenmutterzellen entleerten. Aber, wie auch Hofmeister angibt, kam keine rege Bewegung unter den Spermatozoiden zustande. Sie schwärmten nicht und blieben träge an ihrer Geburtsstätte liegen. Auch durch Zusatz von Apfelsäure wurden sie nicht lebendiger.

Die großen Sporen keimten sehr unregelmäßig und in geringerer Anzahl. Zunächst wohl die am besten ausgereiften (April und Mai), und erzielten auch ohne Umstände Keimpflanzen. Weitere Keimungen erfolgten noch in demselben und dem nächsten Jahre. Bemerken will ich hier, daß auch die Keimungen der Sporen von S. spinulosa und S. denticulata in Zimmerkulturen nicht zu loben waren. Es dürften diese Sporenarten im Freien in ihrem natürlichen Keimblatte bessere Resultate ergeben als die Zimmerkulturen.

Im September 1913 hatte ich Gelegenheit, gute Standorte der S. helvetica zu sehen, so in Bozen am Kalvarienberg, namentlich aber

---

1) Hofmeister (1), pag. 124.

bei Meran am Ufer der Vintschgauer Straße, wo sie von Vorst aus oberhalb des Elektrizitätswerkes bergan führt. An diesen, für diese Pflanze idealen, immer feuchten Standorten traf ich eine reiche Menge junger Keimpflanzen in verschiedenen Entwicklungsstadien an, die wohl im Frühjahr und vorher geboren waren. Die älteren Pflanzen hatten in der dortigen Sommerglut ihre Blüten längst gereift und die Sporen ausgestreut. Der Boden enthielt nur ungekeimte Muttersporen in guter Zahl; sehr selten fand ich eine keimende Form vor. — Eine eingehende Prüfung der Vermehrungsverhältnisse unserer drei einheimischen Arten durch Sporen, die Periodizität dieser in Reifung, Aussaat und Keimesentwicklung unter den natürlichen Lebensverhältnissen würde gute Aufschlüsse zur Vervollkommnung der Lebensbilder dieser Pflanzen bringen können.

Auch dem Prothallium der großen Sporen der S. helvetica fehlen die drei Rhizoidhöcker nicht, die ich zuerst für S. spinulosa feststellte und für alle Prothallien dieser Gattung in Anspruch nahm [1]); nur sind sie hier, wie auch bei S. denticulata in sehr bescheidener Form vorhanden und treten erst später, nach der Sporenöffnung, hervor. Die das Prothallium umschließende äußere Sporenschale der S. helvetica ist wie die S. denticulata von ganz geringer Dicke und nach den Nähten zu schwächer werdend. Dagegen fällt die Schale der S. spinulosa durch ihre Wandstärke auf, auch bildet sie in ziemlich breiten Berührungsflächen aneinandergefügte verstärkte Nähte [2]). Man kann annehmen, daß solche feste und gut geschlossene Sporenschale nicht leicht von dem Prothallium zu sprengen ist, und daß die schon früher bereits in der geschlossenen Spore angelegten Rhizoidhöcker einen wesentlichen Anteil an der Öffnung dieser Spore haben.

Ein Längsschnitt durch die gekeimte große Spore der S. helvetica (Fig. 1) zeigt das einfache Prothalliumbild der beiden anderen einheimischen Arten [3]). Ein Diaphragma, auch ein solches von geringer Ausbildung, was nach Hofmeister vorhanden sein sollte, fehlt. Dies Prothallium kann also nicht zu denen zählen, die ein Diaphragma besitzen [4]).

Die Archegonien zeigen, mit S. denticulata übereinstimmend, die normale Zellenzahl. Somit tritt nur S. spinulosa mit einem drei-

---

1) Bruchmann (3), pag. 44 u. f.; (5) pag. 15 u. f.; (7) p. 288; (8) pag. 184 u. f.; auch pag. 190.

2) B. (3), Taf. III, Fig. 45 u. 46.

3) Vgl. B. (3), Fig. 46 auf Taf. III und (8) pag. 185, Fig. 2.

4) Goebel (11), pag. 974.

schichtigen Archegoniumhalse auf[1]). Aber wie bei letzterer Art bleiben auch die der S. helvetica geschlossen. Sie wölben in ihrer Entwicklung zwar die äußeren Halszellen über die Prothalliumoberfläche hervor, doch äußerst selten zeigt sich ein geöffnetes Archegonium. Sie erleiden in der geschlossenen Form sekundäre Verdickungen, und nur unter solchen entwickelt sich der Embryo. Wir haben es somit hier wie bei der S. spinulosa mit einer somatisch-parthenogenetischen Keimesentwicklung zu tun[2]).

Es entsteht meist nur ein Embryo im Prothallium. Wenn die Eizelle des Archegoniums, in dem der Keimling sich bildet, eine Membran erhalten hat, verfallen die über ihr liegenden beiden Kanal-

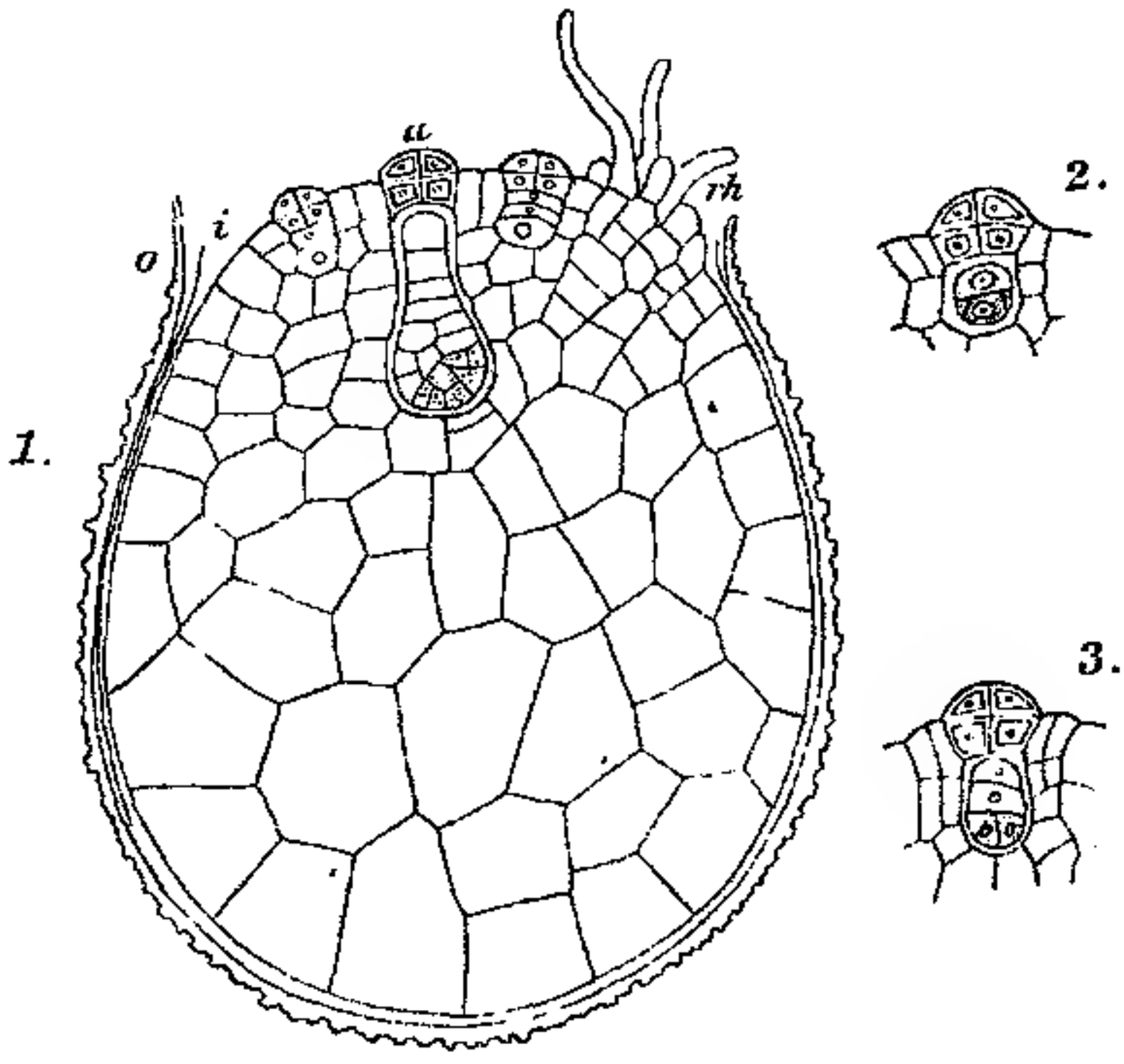


Fig. 1—3. Sel. helvetica. 1. Längsschnitt durch eine keimende Mutterspore. *rh* Rhizoidhöcker; *o* äußere, *i* innere Sporenschale; *a* geschlossenes Archegonium mit jungem Embryo. Vergr. 120. 2. Archegonium mit erster Teilung der Eizelle. Vergr. 200. 3. Archegonium mit jungem Embryo.

zellen und werden von der sich vergrößernden Eizelle aufgenommen, die darauf als kugelförmige Embryozelle den archegonialen Dreizellenraum unterhalb der beiden verdickten Halskanalschichten ausfüllt und die erste Teilung eingeht (Fig. 2). Diese Basalwand teilt auch hier, wie bekannt, dem Archegoniumhalse den hypobasalen, dem Prothallium-

1) B. (3), Taf. III, Fig. 48—51; s. auch B. (5), pag. 17.
2) Näheres B. (8), pag. 212 u. f. und Goebel, Flora 1915, pag. 324 u. 325.

inneren den epibasalen Keimteil zu. Fig. 9 zeigt eine weitere Entwicklung des Embryos, und die Prothalliumzeichnung (Fig. 1) stellt ihn in dem Zustande der Einleitung seiner Krümmung dar. Schon diese drei Entwicklungsformen genügen, um zu erkennen, daß der Werdegang des Keimes in gleicher Weise vor sich geht, wie ich denselben für S. denticulata ausführlich darlegte. Auch die Embryoträger beider Arten erhalten die Form einer einfachen Zellreihe. Somit gehören diese beiden Arten dem verbreitetsten, dem Typus II, an, bei welchem aus der epibasalen Eihälfte beide Keimblätter mit Stammknospen und Hypokotyl, und aus der hypobasalen Eihälfte Embryoträger, Fuß- und Keimwurzelträger hervorgehen [1]).

Und zu welchem der drei Typen ist nun die S. spinulosa zu zählen? Als ich seinerzeit die Entwicklung dieser Pflanze verfolgte, galt es, dieselbe mit der von Pfeffer ausführlich dargelegten der S. Martensii [2]) in Einklang zu bringen, die als einzige Norm der Selaginellen galt. Aber später bin ich zu der Ansicht gekommen, daß der S. Martensii-Typus nicht der allgemeine ist, daß die S. spinulosa dem 2. Typus, zu welchem auch, die anderen beiden einheimischen Arten gehören, zugerechnet werden muß, was ich noch durch 3 Figuren erläutern will.

In den jugendlichen Stadien der Keimesentwicklung der S. spinulosa grenzt sich der epibasale Keimteil durch den dichten Inhalt der Zellen deutlich von dem hypobasalen ab. Letzterer entwickelt einen verhältnismäßig großen und vielzelligen Embryoträger, der auch als wichtiges Saugorgan dient. Der Verlauf der Basalwand (Fig. 4 *b*), der also anfänglich gut hervortritt, verliert sich aber bei dem Beginne der Krümmung des Embryos. Doch bei dem Vergleiche nahestehender Entwicklungsstadien zeigt es sich, daß das mit dichtem Plasma ausgestattete Umlegegewebe des Embryos dem Hypobasal zuzurechnen ist (vgl. Fig. 5 u. 6), und die Anlegung des ersten Keimwurzelträgers hypobasal vor sich geht (Fig. 6*wt*). Da dieser Embryo keinen Fuß austreibt, so bleibt sein Hypobasal nur auf die beiden Keimorgane, Embryoträger und Keimwurzelträger, beschränkt [3]).

Unsere einheimischen Arten gehören demselben (dem von mir als zweiten bezeichneten) Embryotypus an, der der verbreitetste, also der allgemeinste der Selaginellen sein dürfte, während der erste sich nur

---

1) Näheres B. (8), pag. 192—212.
2) Pfeffer, pag. 32—52.
3) B. (3), Fig. 61—63 auf Taf. III.

auf die S. Martensii-Gruppe und der dritte auf die Artikulaten beschränkt[1]). Bemerken will ich noch, daß sich die letzteren aus dem 2. Typus durch eine überkräftige (hypersthenische) Entwicklung oder erhöhte Lebensbetätigung des embryonalen Epibasals (Typus 1) oder des Hypobasals (Typus 2) leicht ableiten. Wird also das Epibasal auch noch mit der Erzeugung der ihm im Typus 2 angrenzenden hypobasalen Keimorgane betraut, so ergibt sich der der S. Martensii-Gruppe. Übernimmt aber das Hypobasal solche Mehraufgabe, so kommt der der Artikulaten in Erscheinung. Es kann somit die Lage der Basalwand bei einigen Gruppen von der Mittellage im Embryo abweichen. —

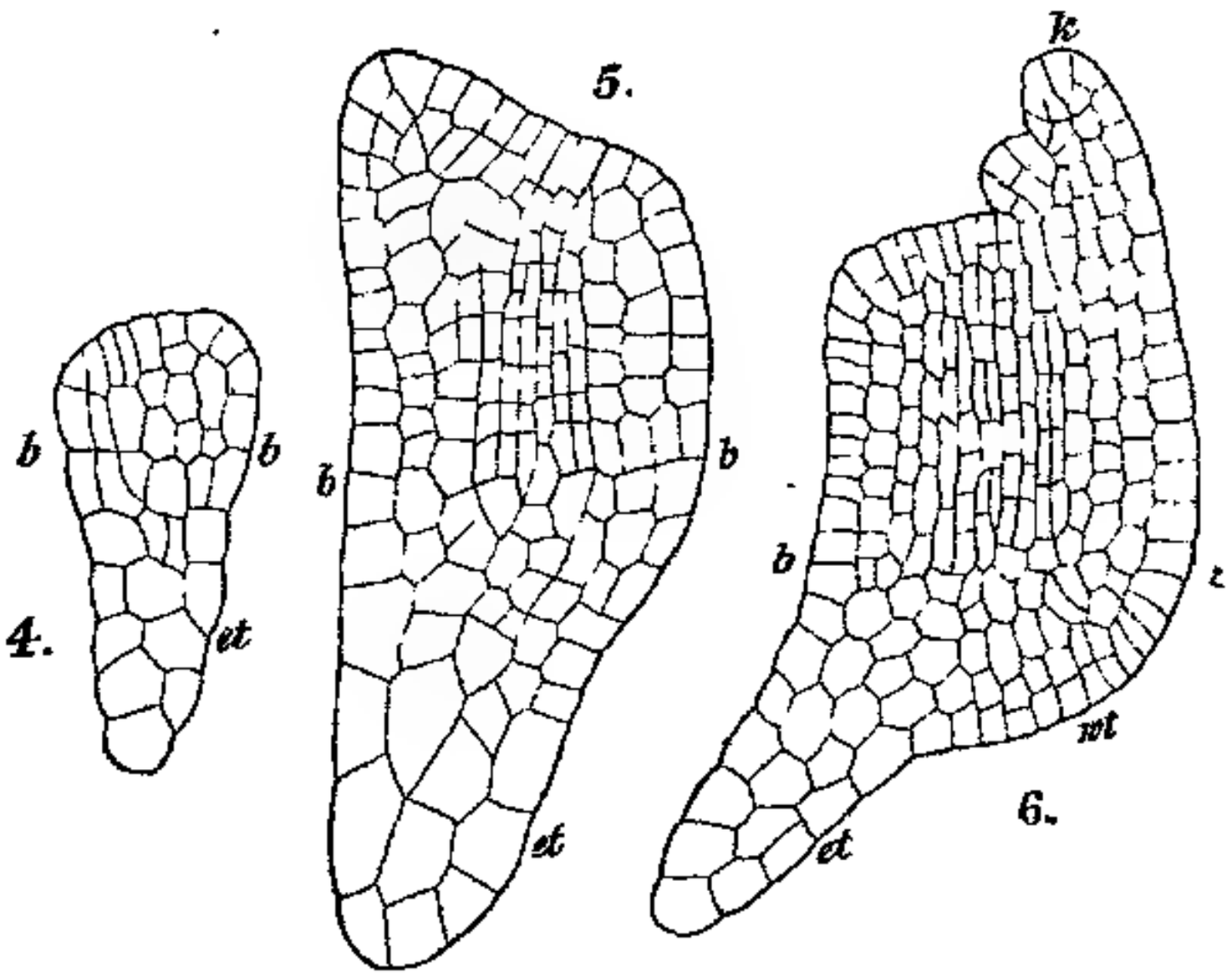


Fig. 4—6. Junge Embryonen der Sel. spinulosa im Längsschnitt. Vergr. 240. *b* Basalwand; *et* Embryoträger; *wt* Wurzelträgeranlage; *k* Keimblattanlage mit Ligula.

Die aus der Spore hervorbrechende Keimpflanze der S. helvetica (Fig. 7) gibt ein mit der S. denticulata übereinstimmendes Bild und zeigt deutlich den von mir für alle Selaginellen festgestellten Keimwurzelträger I (*wt*) mit der aus ihm hervortretenden stärkeren und mit Rhizoiden versehenen ersten Wurzel (*w*). Das Haustorium *(f)* wird zur Ausbeutung der Spore mächtig entwickelt und hat bereits den Sporengrund erreicht und die Reservestoffe aufgebraucht. Ein ganz unterschiedliches Bild bietet uns die S. spinulosa im gleichen Entwicklungszustande dar (Fig. 8). Der erste Keimwurzelträger (*wt*) grenzt sich äußerlich nicht deutlich von der aus ihm entstandenen ersten

1) B. (8), pag. 210.

Wurzel (*w*) ab. Zudem bleibt die Wurzel rhizoidlos. Am auffallendsten ist aber die Zurückhaltung der Keimpflanze in der Ausnutzung des Sporeninhaltes. Die große Spore der S. spinulosa erreicht den doppelten Durchmesser der anderen einheimischen Arten, besitzt also achtmal soviel mit Nährstoffen reich ausgestatteten Inhalt. Dennoch treibt der Keim keinen Fuß zur Aufnahme desselben in das Prothallium der Spore hinein. Solche nutzlose Aufstapelung von Nährstoffen fand ich noch bei keiner anderen Art dieser Gattung vor. Die größten weiblichen Sporen besitzen die Artikulaten, und der Embryo derselben treibt derartig seinen Fuß in die Tiefe des Sporengrundes aus, daß er schließlich dieselbe in Form eines sackartigen Hohlkörpers ganz ausfüllt [1]). Warum geschieht dies nicht auch bei der S. spinulosa? Sicher leidet die gute Ausbildung des Keimes unter der mangelhaften Ausnutzung der Reservestoffe des Prothalliums.

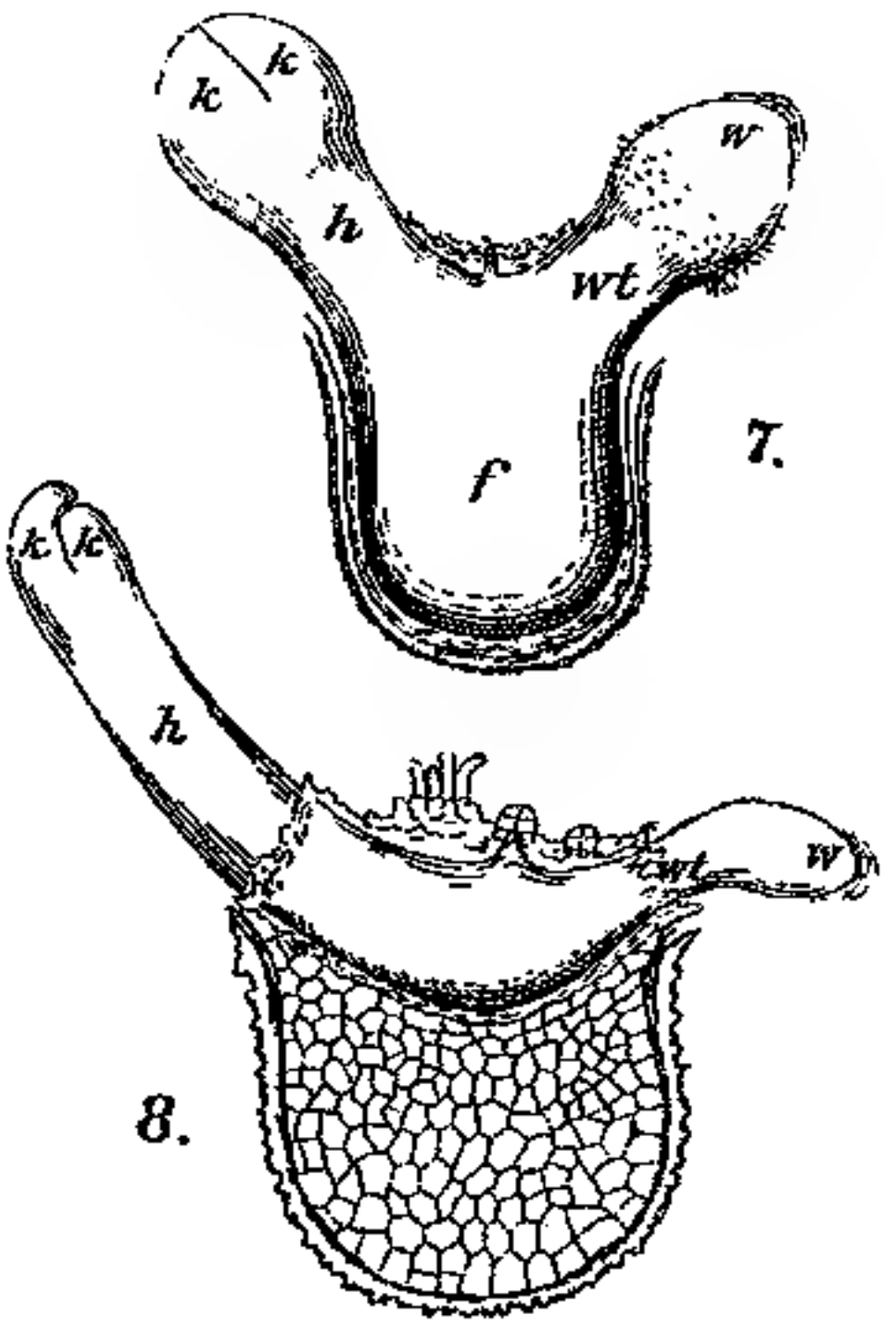


Fig. 7. Junge Keimpflanze mit durchbrochener Spore von Sel. helvetica. Vergr. 80.

Fig. 8. Junge Keimpflanze mit durchbrochener Spore von Sel. spinulosa. Vergr. 40.

In beiden Figuren: *k* Keimblätter; *h* Hypokotyl; *f* Fuß; *wt* erster Keimwurzelträger; *w* Wurzel.

Die Embryonen der S. helvetica, S. denticulata und aller anderen Arten, die ich untersuchte, gehen früh, in der Spore, gleich nach der Anlage der Keimblätter die dichotomische erste Auszweigung ein. S. spinulosa hält damit zurück; deren Keimpflanze schreitet erst später, längere Zeit nach dem Austritt der Spore und der Erzeugung einer Anzahl von Blättern über den beiden Keimblättern, also auf Grund der so durch Assimilation gewonnenen Baustoffe, zu der ersten Gabelung der Achse (Fig. 10).

Die beiden Keimblätter unserer Arten wie auch die der anderen unterscheiden sich durch ihre Größe und abgerundete Form von den folgenden Laubblättern (Fig. 9 u. 10). Sie umgeben schützend

---

1) B. (5), pag. 44.

die Sproßscheitel bei dem Hervorbrechen des Keimlings aus der Spore und der Führung der Stammknospen an die Erdoberfläche. Sie werden meist nicht gleichzeitig angelegt und stehen namentlich bei der S. spinulosa nicht auf gleicher Höhe am Sproßscheitel.

Das Scheitelwachstum der S. helvetica für Sproß und Wurzel geht wie das der S. denticulata durch Scheitelzellen vor sich. Dem entgegen besitzt die S. spinulosa ein Initialwachstum, wie ich solches auch für S. Lyallii und S. Preissiana dargetan [1]). Doch unterscheidet sich S. spinulosa in seinem Wurzeltyp von jenen.

Die beiden Gabeläste unserer drei Arten werden gleichzeitig und gleichmäßig im weiteren Wachstum ausgebildet [2]) (Fig. 9 u. 10) und ergeben bei modifiziert dichotomischer Auszweigung [3]) zwei in gleicher Ebene angelegte, sich symmetrisch gegenüber gelagerte Verzweigungssysteme, wie schon einleitend hervorgehoben wurde, die bei beiden kriechenden Arten in ihrer dorsiventralen Ausbildung und ihrer Bewurzelung durch Wurzelträger eine ergiebige vegetative Vermehrung erzielen. Bei der S. spinulosa fehlt diese Vermehrungsart; auch ist ihre Verzweigung sehr beschränkt, aber ihre Sporenerzeugung eine ergiebige, da jeder Zweig nach vorheriger Abgabe zweier alternierender Zweige zu einer kräftigen Blüte mit sehr reicher Sporenentwicklung sein Leben beendet.

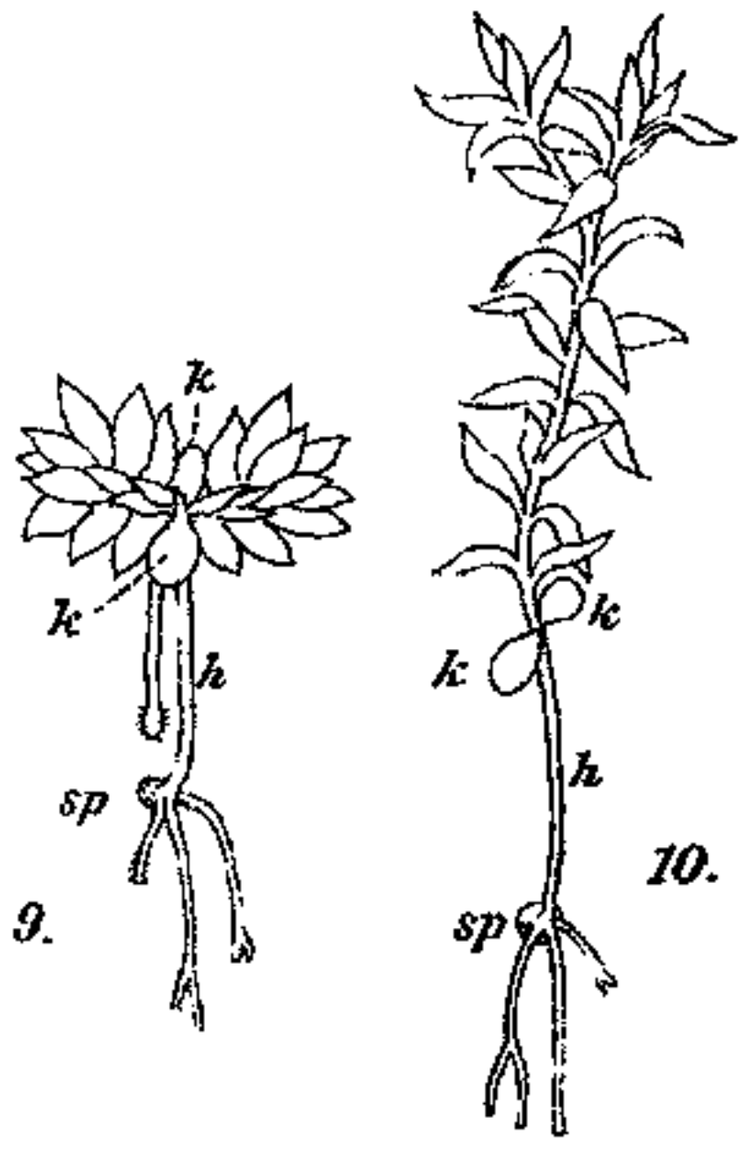


Fig. 9. Gegabelte Keimpflanze der Sel. helvetica. Vergr. 4.

Fig. 10. Gegabelte Keimpflanze der Sel. spinulosa. Vergr. 4.

In beiden Figuren: *k* Keimblätter; *sp* Spore; *h* Hypokotyl.

Der Bau der Sprosse der S. helvetica stimmt mit dem der S. denticulata überein und ist von Gibson ausführlich dargelegt [4]). Ganz abweichend von diesem wird S. spinulosa aufgebaut und ist von mir

---

1) B. (3), pag. 15 u. f., pag. 26 u. f.; B. (6), pag. 438 u. f., pag. 455 u. f.; B. (7), pag. 290 u. pag. 293.

2) Bei einigen Arten ist dies nicht immer der Fall, z. B. bei S. Martensii B. (5), pag. 33; S. Preissiana B. (7), pag. 289; S. rubricaulis B. (8), pag. 201; S. Galeottei B. (8), pag. 207.

3) Vgl. B. (3), pag. 18 u. f.; B. (6), pag. 440 u. f.; B. (7), pag. 291.

4) Gibson (10), pag. 161 u. 162.

näher untersucht worden [1]). (Aber schon vorher hatte Gibson die Anatomie der Sprosse auch dieser Art bekannt gegeben und durch gute Abbildungen belegt [2]). Da ich diese Abhandlung damals nicht kannte, so fehlt leider die Bezugnahme auf dieselbe in meiner Arbeit.) Die Hypokotyle aller drei Arten haben den schon mehrfach hervorgehobenen radiären Bündelbau aufzuweisen [3]). Auch der Bau der Wurzel und Wurzelträger ist der allgemein verbreitete. Nur bietet die Pilzwurzel der S. spinulosa einige Sonderheiten dar.

Der Stammgrund aller drei Arten treibt, wie bekannt, drei Keimwurzelträger zur ersten Bewurzelung der Keimpflanzen hervor. Während aber die Hypokotyle der beiden kriechenden Arten mit ihrer Bewurzelung als später überflüssige Organe dem Absterben geweiht sind, wird das ganze Hypokotyl der S. spinulosa mit seinem Grundteile in eine ausdauernde Lebensform übergeführt. Die Bewurzelung dieser Pflanze, die an den Auszweigungen ihrer Sprosse verloren ging, ist dem Stammgrunde übertragen. Und dieser wird durch eine starke Verdickung seiner Außenzellwände, durch Einlagerung eines interkalaren Meristems und durch Dickenzuwachs für die neuerworbene Funktion einer endogenen Erzeugung der Wurzeln eingerichtet, welche nach den drei Keimwurzelträgern in einer gesetzmäßigen Folge angelegt und hervorgetrieben werden [4]).

S. spinulosa ist eine xerophile Form der Gattung. Sie erscheint durch ihre Entwicklung, ihre Wachstumsweise und ihren Bau für die ungünstigen Bedingungen der subalpinen und alpinen Regionen hoher Gebirge ausgerüstet und abgestimmt, also angepaßt, während die beiden anderen Arten gute Repräsentanten der Gattung darstellen. Doch aber haben wir die S. helvetica durch ihre somatisch-parthenogenetische Keimesentwicklung auf einem Abwege betroffen.

Gotha, im August 1918.

---

1) B. (3), pag. 5 u. f., Taf. I.
2) Gibson (10), pag. 171 u. f.; Pl. IX, Fig. 31 und Pl. X, Fig. 39.
3) B. (3), pag. 5 u. 6; B. (5), pag. 34 u. 50; B. (7), pag. 291; B. (8), pag. 208.
4) B. (3), pag. 31 u. f., pag. 34 u. 39.

Literatur.

1) Hofmeister, Vergleichende Untersuchungen. Leipzig 1851.
2) Pfeffer, Entwicklung des Keimes von Selaginella. Bonn 1871.
3) Bruchmann, Untersuchungen über Selaginella spinulosa Al. Br. Gotha 1897, F. A. Perthes.
4) Ders., Von den Wurzelträgern der Selaginella Kraussiana A. Br. Flora 1905, Bd. XCV (Erg.-Bd.).
5) Ders., Von dem Prothallium der großen Spore und der Keimesentwicklung einiger Selaginella-Arten. Flora 1908, Bd. XCIX.
6) Ders., Von den Vegetationsorganen der Selaginella Lyallii Spring. Flora 1909, Bd. C.
7) Ders., Über Selaginella Preissiana Spring. Flora 1910, Bd. C.
8) Ders., Zur Embryologie der Selaginellaceen. Flora 1912, Bd. CIV.
9) Ders., Zur Reduktion des Embryoträgers bei Selaginellen. Flora 1913, Bd. CV.
10) Gibson, Contributions towards a Knowledge of the Anatomy of the Genus Selaginella Spr. Annals of Botany 1894, Vol. VIII, Nr. XXX.
11) Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., Teil II. Jena 1918.

Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Blätter einiger Palmen und Cyclanthaceen.

Von **Max Hirmer.**

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Die Entwicklungsgeschichte der Palmblätter ist mehrfach untersucht worden. Die älteren Arbeiten, wie die von Mohl, Hofmeister und Goebel, die nur auf den Untersuchungen an sehr wenig Material fußen, können nicht als abschließend bezeichnet werden, die übrigen eingehenderen Arbeiten von Eichler, Naumann und Deinega gehen auseinander gerade in den Punkten, deren Nichterledigung als Lücken bereits in den älteren Arbeiten empfunden wurde. Zweck vorliegender Arbeit ist, an der Hand moderner Arbeitsmethoden, insbesondere der Mikrotomtechnik, die noch strittigen Punkte einer neuen Untersuchung zu unterziehen. Es handelt sich dabei um folgende zwei Fragen: 1. die Bildung der Blattfläche überhaupt, 2. das Zustandekommen der bei Phoenix vorhandenen Haut an der Blattoberseite.

Die Bildung der Blattfläche im allgemeinen betreffend, so stellt die Mehrzahl der genannten Autoren Faltung der ursprünglich einfachen Blattanlage fest, eine Entwicklungsart, die übrigens nicht auf die Palmen beschränkt ist, sondern typisch ist für großspreitige Blätter überhaupt.

Die Amaryllidee Curculigo diene als Beispiel (Fig. 1). Die anfangs flächige Blattanlage wölbt sich bald auf der Blattunterseite, bald auf der Blattoberseite in alternierenden Strecken vor, wobei der äußerste Blattrand nicht in die Faltung mit einbezogen wird. Im Laufe der Entwicklung greifen die Falten sowohl auf der Blattober- als auf der Blattunterseite tiefer ein. Die beigegebenen Figuren dürften besser als Worte den Vorgang klar machen. Es entsprechen Blattober- und Unterseite des fertigen Blattes denen des jungen noch nicht gefalteten Blattes.

Das wäre nicht der Fall, wenn die große Blattfläche, wie sie die Palmen aufweisen, nicht durch Faltung, wie sie eben für Curculigo

beschrieben wurde, zustande käme, sondern durch Spaltung der Embryonalanlage des Blattes. Mohl für Cocos und später Naumann auch für Phoenix u. a. glauben derartiges beobachtet zu haben.

Dabei käme die Vergrößerung der Blattfläche zustande durch regelmäßig über einzelne Partien verteilte Wulstbildung an der Blattunterseite, mit der an den Stellen, wo immer je zwei Wülste zusammenstoßen, eine Spaltung des Blattgewebes verbunden wäre. Mit diesen Spalten sollen weitere, gegen die Blattoberseite gerichtete Spalten abwechseln, die ihrerseits entweder bis zum ursprünglichen Blattrand, wie bei der Mehrzahl der Fälle, oder wie bei Phoenix bis nicht ganz

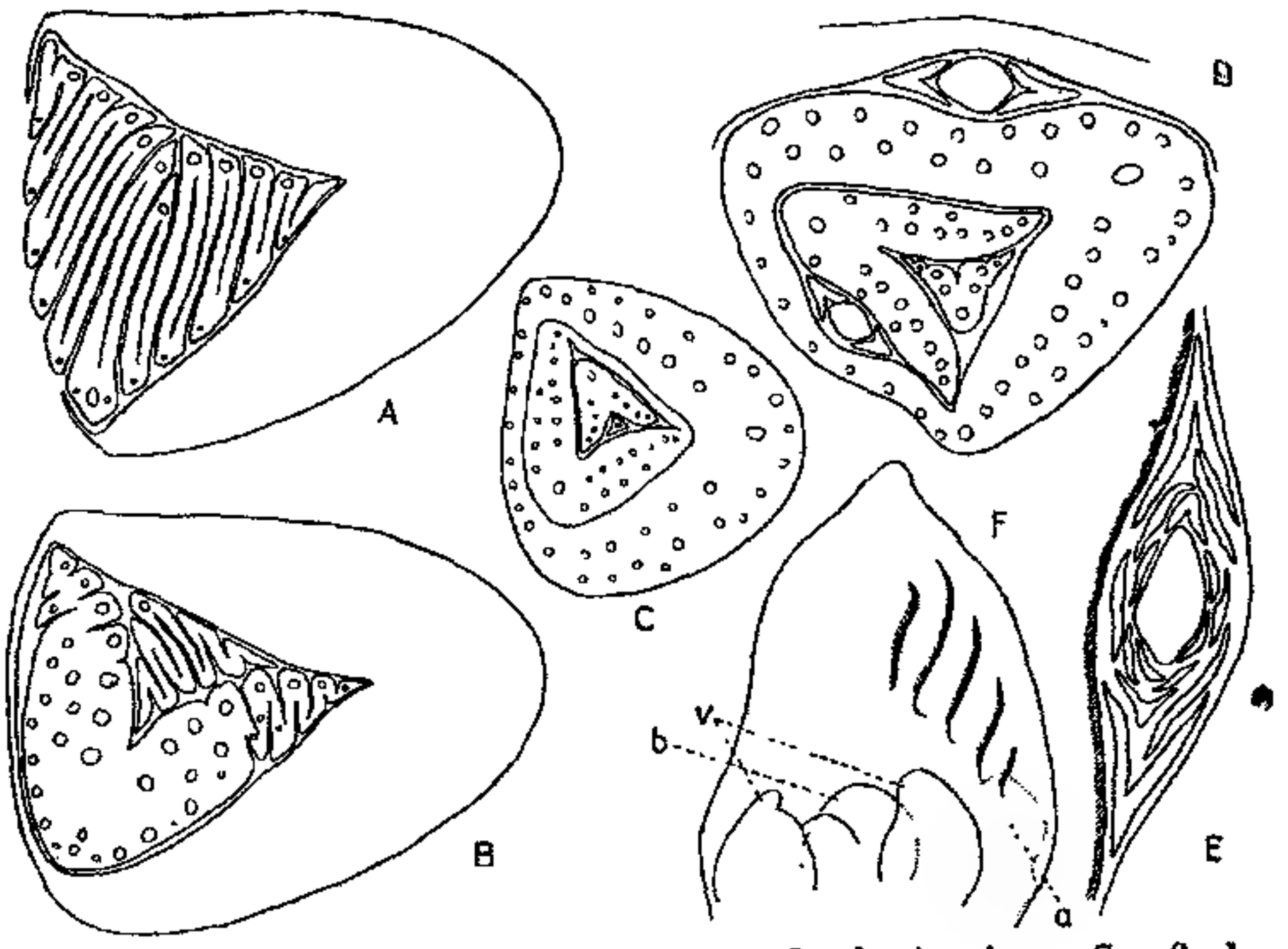


Fig. 1. Curculigo recurvata. *A—C* Querschnitte durch eine junge Sproßanlage, in verschiedener Höhe. *D* Querschnitt durch eine weitere junge Sproßanlage mit zwei Infloreszenzsprossen. *E* Querschnitt durch einen Infloreszenzsproß. *F* junges Laubblatt frei präpariert. *a* = nächst jüngeres Blatt; *b* = Vegetationspunkt des Infloreszenzsprosses; *v* = dessen beide freie Vorblätter.

soweit durchgreifen würden. Die Oberhaut des fertigen Blattes entspräche demnach der Epidermis des noch ungespaltenen Blattes plus der in gleichmäßigen Abständen eingeschalteten sekundären Epidermis, die als solche erst nach der Spaltung zutage tritt und entwicklungsgeschichtlich aus dem Grundgewebe des Blattes hervorgeht.

Die Annahme einer derartigen Entwicklung des Palmblattes hat etwas Bestechendes in Fällen wie bei Phoenix, wo auf gewissen Stadien die Tatsache der Faltung verschleiert ist. Bekanntlich zeigt ein Querschnitt durch ein jüngeres Phoenixblatt eines drei- oder mehrjährigen Individuums dasselbe ähnlich gefaltet wie bei Curculigo beschrieben

wurde; vor die Falten aber legt sich ein mit Leitbündeln versehenes zusammenhängendes Band aus weitlumigen, inhaltsarmen Zellen, das sich bald ohne Unterbrechung, bald im Bereich der Mitte jeweils aussetzend, über das ganze Blatt hinzieht. Dieses Gebilde, im allgemeinen in den oben aufgeführten Arbeiten als „Haut“ kurz benannt, würde nach der Auffassung von Mohl und Naumann, wie bereits oben angedeutet, zustandekommen dadurch, daß die in den meisten Fällen bis zum ursprünglichen und oberen Blattrand durchsetzenden Spalten ihn hier nicht ganz erreichen. Das von den Spalten nicht berührte Band würde durch Degeneration der Zellen vom übrigen Blattgewebe losgetrennt, die freien, in der Mitte der Aufwölbung gespaltenen Partien der Blattunterseite würden die Teilfiedern des Blattes liefern.

Es sei vorweggenommen, daß die hier besprochene und von Mohl und Naumann angenommene Spaltung nicht nachweisbar ist. Vielmehr liegt auch bei dem am schwersten zu verstehenden Entwicklungsgang des Blattes von Phoenix, wie auch in den übrigen Fällen, Faltung vor.

Cocos.

Daß hier die Anlage der Fiedern durch Faltung vor sich geht und nicht, wie Mohl annimmt, durch Spaltung, ist bereits festgestellt durch die Arbeiten von Eichler und Deinega.

Zeichnungen nach eigenen Präparaten des Verfassers mögen kurz zu weiterem Beweis angeführt werden (Fig. 2).

Die gefalteten Partien des Blattes sind zwei relativ schmale Streifen rechts und links der ziemlich mächtig entwickelten Blattrachis. Die Ebenen der beiden Faltungszonen bilden zueinander ungefähr einen rechten Winkel. Der Verlauf der Falten selbst ist nahezu horizontal. Die Faltung geht vor sich, indem sich erst die Blattoberseite an den entsprechenden Partien leicht aufwölbt, etwas später werden die Aufbiegungen auch auf der Blattunterseite bemerkbar, bis schließlich noch ältere Stadien das typische Faltungsbild zeigen. Die Leitbündelanordnung betreffend, so ist der jeweils kräftigste Strang an der Oberkante der Falten, die seitlichen Partien und die Unterkanten der Falten sind von erheblich schwächeren Leitbündeln durchzogen.

Die Auflösung des Blattes in die einzelnen Fiedern erfolgt, wie bereits von Eichler festgestellt wurde und hier der Vollständigkeit halber nur kurz wiederholt werden soll, durch Auflockerung und schließliche Verschleimung des Gewebes an den Unterkanten der Falten. An den Segmenträndern entsteht sekundär wieder eine die übrige Oberhaut fortsetzende Epidermis.

Phoenix.

Es ist bekannt, daß, wie auch bei Cocos, auch bei dieser Gattung die Blattspreiten von ein- und zweijährigen Pflanzen ungeteilt sind. Querschnitte durch junge Stadien zeigen das Blatt in der Knospenlage mehrfach gefaltet (Fig. 3). Dabei setzt die erste Aufwölbung der Faltung wieder auf der Blattoberseite ein.

Querschnitte durch etwas ältere Blätter (Fig. 4 *C*—*E*) zeigen Wucherungen einzelner Epidermiszellen der oberen Faltenkanten und nachfolgende Degeneration des Wucherungsproduktes, wobei der Degenerationsprozeß mehr oder weniger tief in das Gewebe der Faltenkanten eingreifen kann, niemals jedoch so tief, daß er bis zu dem Leitbündel vordränge.

Das ist zum Teil der Fall bei Blättern etwas älterer Pflanzen. Derartige Exemplare zeigen ihre Blattfläche im großen und ganzen

Fig. 2.

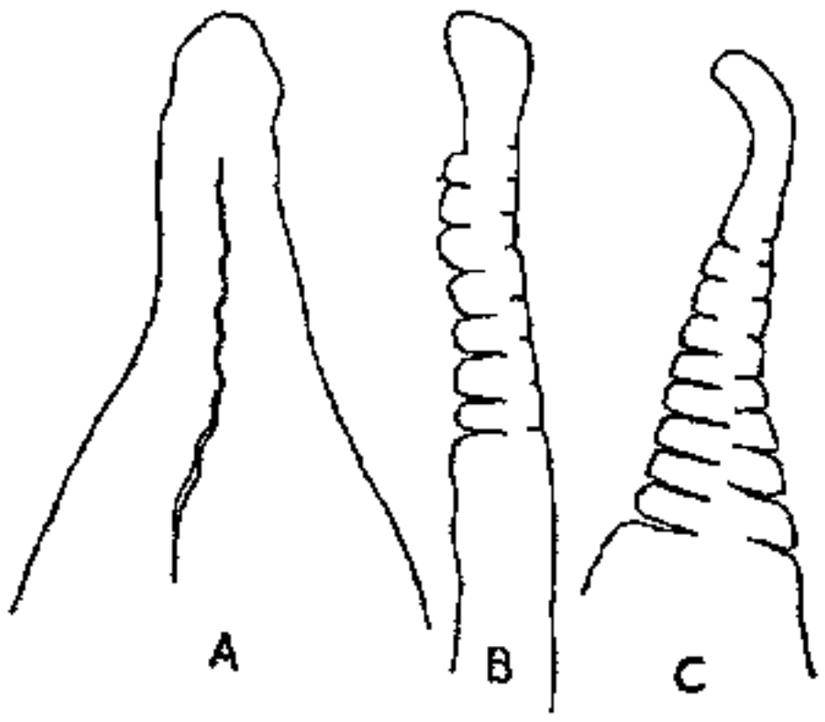


Fig. 3.

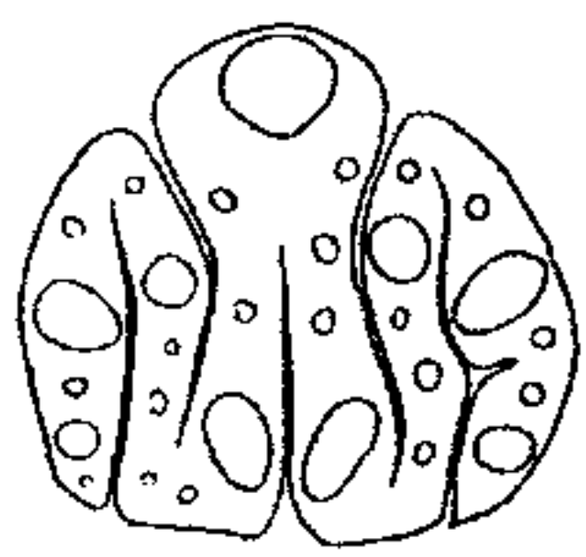


Fig. 2. Coccos spec. Längsschnitte durch die Faltungszone verschiedener alter Blätter. *A* beide Faltungszonen getroffen; Beginn der Faltung auf der Blattoberseite. *B* und *C* nur je eine Faltungszone getroffen.

Fig. 3. Phoenix dactylifera. Querschnitt durch ein junges Blatt einer etwas mehr als einjährigen Pflanze.

noch ungeteilt, nur die äußersten Falten jeder Blatthälfte sind bereits getrennt und als Fiedern der übrigen zusammenhängenden Blattlamina angefügt. Die Auflösung in Fiedern geht vor sich, indem das bereits bei den Blättern jüngster Pflanzen festgestellte Absterben der Zellen der äußersten oberen Faltenecken bis über das Leitbündel hinaus um sich greift, während durch interkalares Wachstum der entsprechenden Teile der Blattmittelrippe die einzelnen Falten auseinandergeschoben werden.

Damit ist im wesentlichen der Mechanismus festgestellt, der die Zerteilung der Blätter der über 3 Jahre alten Pflanzen ermöglicht. Was hier neu hinzutritt ist die bereits eingangs erwähnte Bildung einer

Haut, die mehr oder minder zusammenhängend sich über die junge noch gefaltete Blattspreite hinzieht. Ihr Zustandekommen wird auch ermöglicht, wenn wir die Naumannsche Hypothese nicht annehmen, durch folgende Vorgänge, deren Verwirklichung Goebel in Frage zieht: durch Verwachsung einer von der Blattbasis her sich entwickelnden Schuppe, die mit den oberen Kanten der Falten verschmilzt oder durch Verwachsung der Falten mit dem eingeschlagenen Blattrand oder schließlich durch innige Verwachsung der oberen Teile der Blattfalten, eine Möglichkeit, die, wie ihre Aufführung an erster Stelle beweist, dem genannten Autor am wahrscheinlichsten erscheint, wie auch am aufgeführten Ort die Haut als ein nur sekundäres Produkt, die Gliederung der Blattlamina aber als ursprünglich mit der der anderen Palmen übereinstimmend angenommen wird.

Eichler stellt gleichfalls im allgemeinen Faltung fest. Dabei sollen im unteren Teil der Spreite die Oberkanten der Falten frei, im oberen Spreitenteil verschmolzen sein.

Auch Deinega spricht von Faltung; er unterscheidet am jungen Blatt folgende Partien: in der Mitte die Rippe, anschließend links und rechts den gefalteten Teil der Blattspreite, zu äußerst den ungefalteten Blattrand und zwischen ihm und der gefalteten Blattspreite eine Zone, die selbst nicht mehr gefaltet ist, in die sich aber die anschließenden Falten taschenartig fortsetzen. Diese Zone allein soll im weiteren Entwicklungsverlauf eine Verbreiterung erfahren, während die eigentliche und ursprünglich gefaltete Zone im Wachstum stillstände.

Damit ist den vier oben angeführten Entwicklungsmöglichkeiten eine fünfte zugesellt; viel Wahrscheinlichkeit indes besitzt sie nicht. Denn es muß von vornherein als unwahrscheinlich angesehen werden, daß das Wachstum eines großen Blattes, wie das von Phoenix, nicht innerhalb der Partien vor sich geht, die entsprechend ihrer Faltung hierzu die beste Möglichkeit bieten und innerhalb deren bei den übrigen Vertretern der Familie das Wachstum auch vornehmlich erfolgt, sondern daß es verschoben sei auf eine ursprünglich sehr schmale Zone, die erstens als solche überhaupt nur dadurch charakterisiert ist, daß Faltungszone und Randzone sich hier berühren, während keinerlei anatomische Unterschiede sie auszeichnen, die zweitens aber als dem Blattrand benachbart, von vornherein wenig geeignet ist, eigentliche Trägerin des Wachstums zu sein. Denn gerade in der Randgegend hat bereits bei sehr jungen Stadien das Gewebe seinen embryonalen Charakter verloren.

Zur Kritik der übrigen angeführten Theorien, so ist es unwahrscheinlich, daß ein Gebilde, das, wie das Phoenixblatt, sich durch nichts wesentlich unterscheidet von den Blättern verwandter Fiederpalmen, entwicklungsgeschichtlich völlig anders zustandekommen soll als diese. Darauf hat ja schon Goebel mit Nachdruck hingewiesen. Dann auch muß dagegen sprechen die hierzu nötige Annahme, daß Jugend- und Folgeform eines Organs in ihrer Entstehung prinzipielle Unterschiede aufweisen sollen; dies gilt besonders für die Naumann'sche Theorie. Denn für das Jugendblatt von Phoenix ist, wie aus den beigefügten Figuren nach Mikrotomschnitten hervorgeht, die auch für die übrigen Palmen charakteristische Faltung nicht mehr von der Hand zu weisen.

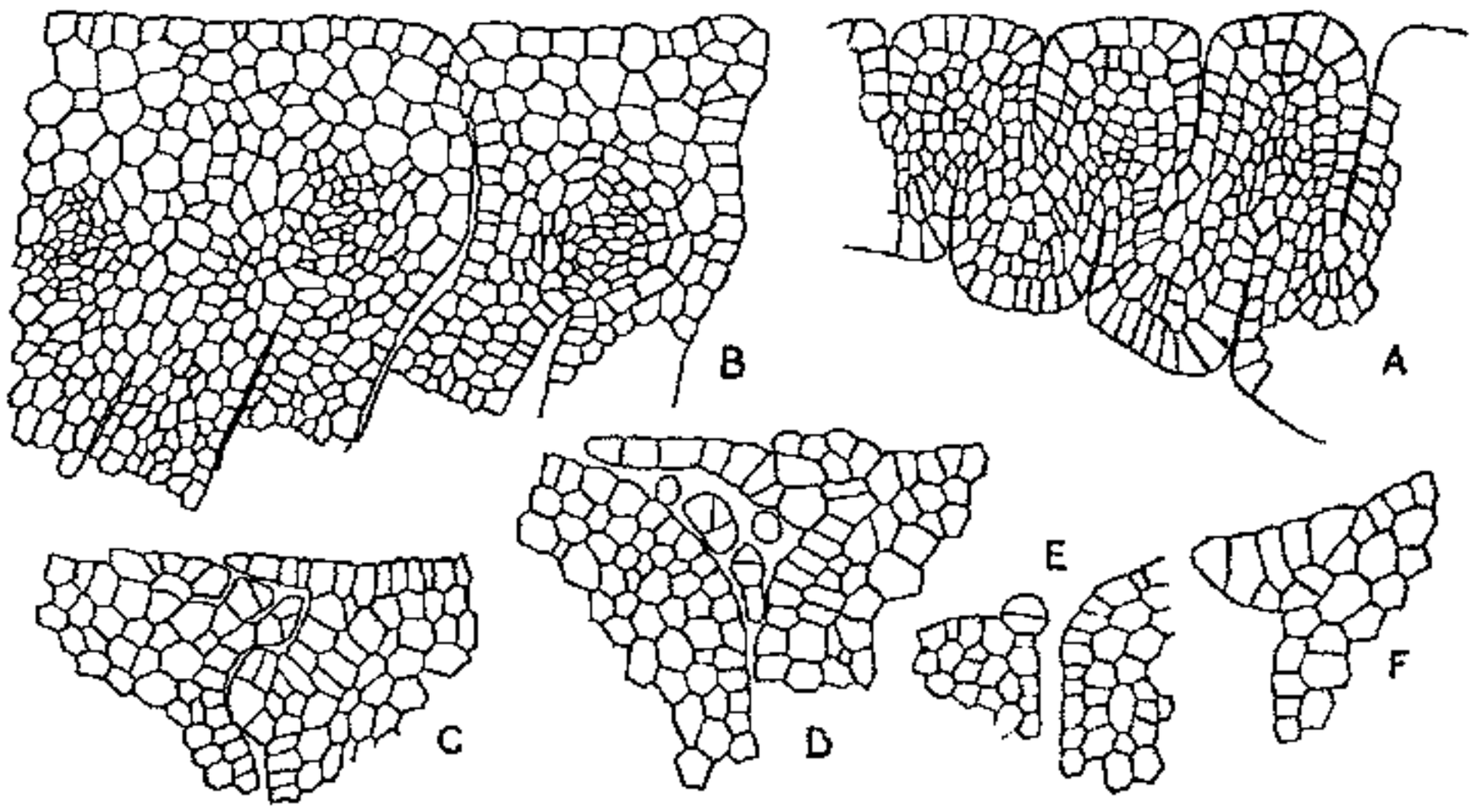


Fig. 4. Phoenix dactylifera. *A* und *B* Querschnitte durch Blätter eines fünfjährigen Individuums. *A* Querschnitt durch die Faltungszone eines sehr jungen Blattes. *B* Querschnitt durch die Faltungszone eines etwas älteren Blattes. *C—E* Querschnitte durch die Faltenkanten junger Blätter von 1 und 2 Jahre alten Pflanzen. *F* Querschnitt durch eine Faltenkante eines Blattes von Carludovica plicata. *C—F*: Beachte die Wucherungen der Epidermis.

Was nun die Entwicklungsgeschichte der Blätter älterer Phoenixpflanzen betrifft, so kann jetzt auch hierfür die Faltung des Blattes als sicher feststehende Tatsache angenommen werden. Fig. 4*A* stellt einen Mikrotomschnitt quer durch die Faltungszone eines sehr jungen Blattes dar. Es sind in der gezeichneten Partie deutlich die Aufwölbungen auf der Blattober- und -unterseite sichtbar, Verfolgt man dabei, mit der Epidermis beginnend, die einzelnen Zellschichten, so sieht man deutlich, wie auch sie dem Faltenverlauf folgen. Würde, wie Naumann annimmt, die Faltung sekundär durch Spaltung des Blattgewebes senkrecht zur primären Epidermis zustandekommen, müßte sowohl diese Epidermis als die darunterliegenden Zellschichten des

Blattgewebes senkrecht eingeschnitten sein, Zellschichten und Faltungslinien könnten keine organische Beziehung aufweisen.

In Stadien, etwas älter als das in Fig. 4*A* dargestellte, beginnt die Verschmelzung der oberen Faltenkanten des Blattes. Sie ist, wie Fig. 4*B* zeigt, eine derart innige, daß ein Auseinanderhalten der einzelnen ursprünglich getrennten Faltenkanten unmöglich ist. Dabei wird die

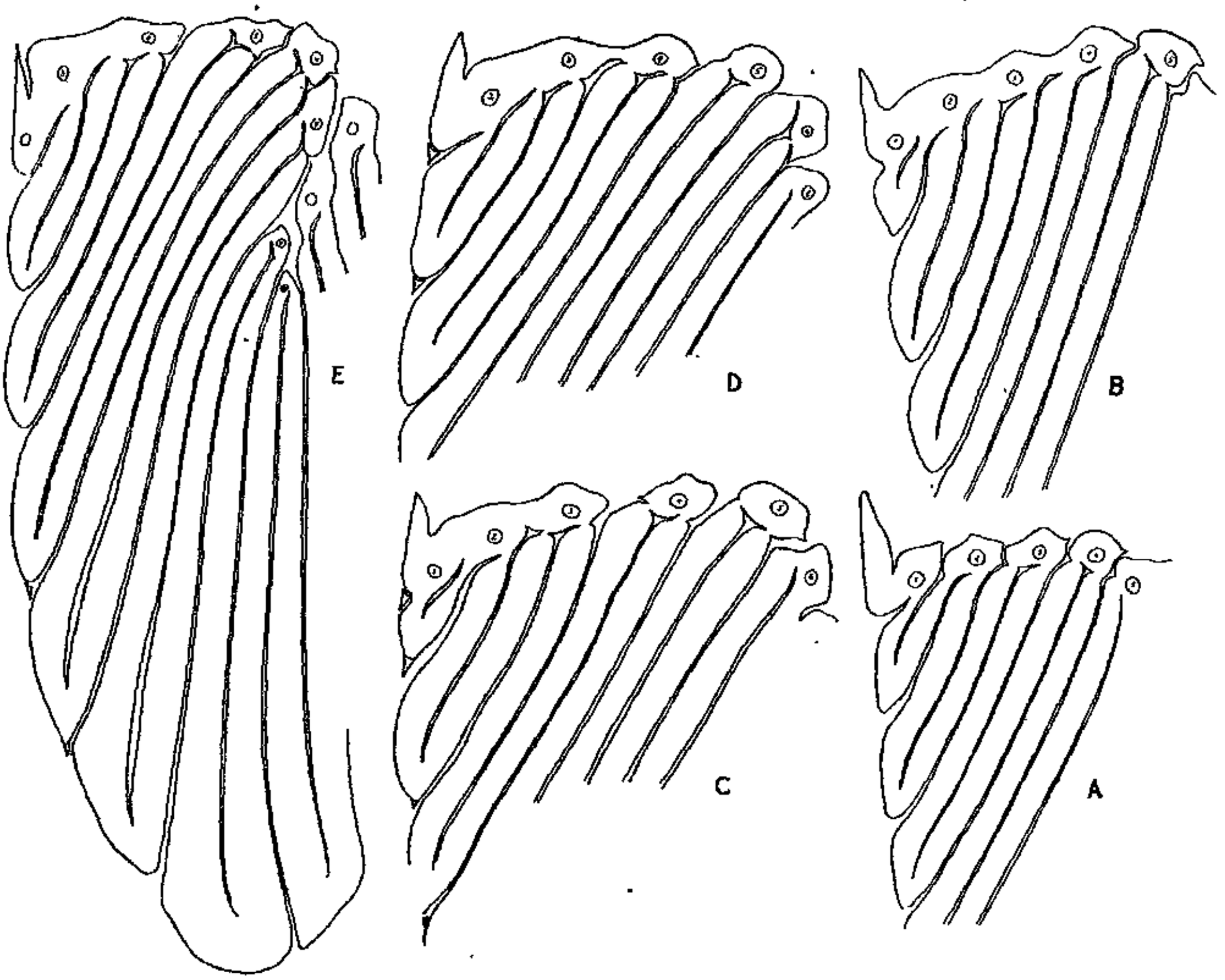


Fig. 5. Phoenix dactylifera. *A—E* Querschnitte durch ein junges Blatt, in verschiedener Höhe. *E* = höchster Schnitt; Abstände: *A* : *B* : *C* : *D* : *E* = 0,3 mm : 0,3 mm : 0,3 mm : 0,12 mm : 0,6 mm.

Verschmelzung der Kanten noch gefördert durch Volumvergrößerung der einzelnen in Betracht kommenden Zellen, ferner dadurch, daß sekundär einzelne Epidermiszellen, wie das auch für die Blätter ganz junger Phoenixpflanzen bereits angegeben wurde, mehrfach sich teilen und so die Lücken zwischen den Kanten völlig ausfüllen.

Was nun die Ausdehnung der Verschmelzung der Kanten betrifft, so hat Eichler angegeben, die Oberkanten der oberen Blatthälfte

würden in ihrer Gesamtheit verschmelzen, die der unteren freibleiben. Nun mag zugegeben werden, daß im allgemeinen die Verschmelzung im oberen Teil der Falten tatsächlich eine allgemeinere ist als im unteren, im besonderen aber fanden sich an den untersuchten Blättern sehr viele Unregelmäßigkeiten. Sowohl insofern, als die Verschmelzung stellenweise sämtliche Faltungskanten einer Blatthälfte erfaßt, um weiter oben und unten die gleichen Kanten frei zu lassen (Fig. 5), als auch insofern, als außer der Verschmelzung sämtlicher Kanten jeder der beiden Blatthälften in manchen Fällen auch die Nachbarkanten der linken und rechten Blatthälfte miteinander verschmelzen (Fig. 6 *B*).

Es kann der erste Fall nicht als direkter Beweis für die Annahme einer Faltung und gegen die Naumann'sche Hypothese angesehen werden. Es wird sich hier bei teilweise vorliegender Verschmelzung der Faltenkanten und teilweisem Freibleiben eben derselben Kanten nur darum handeln, ob man das Freibleiben als primären oder als

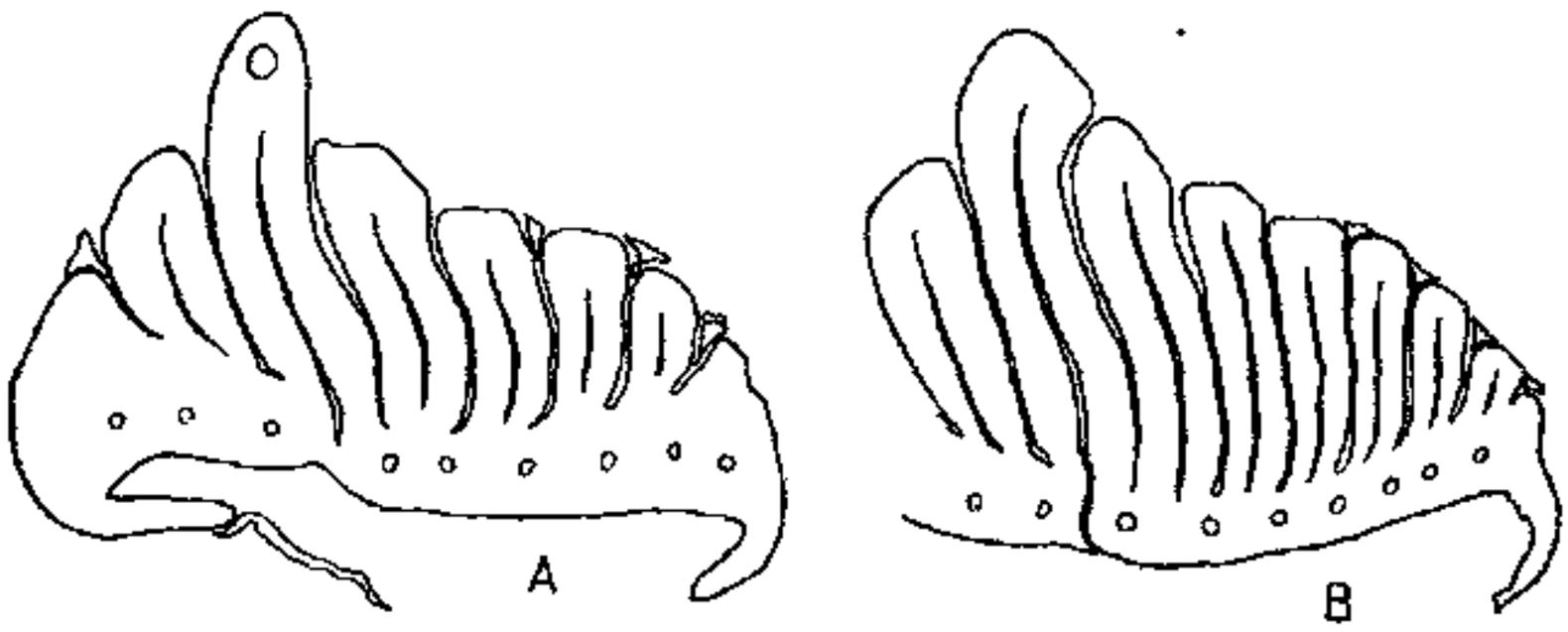


Fig. 6. Phoenix dactylifera. Querschnitt durch ein junges Blatt einer mehrjährigen Pflanze. *A* höher, *B* tiefer.

sekundären Zustand auffaßt, mit anderen Worten, ob wir annehmen, daß eine Verschmelzung der, nach der Faltung ursprünglich freien Kanten unterblieben ist, oder, daß eben gerade die sonst sich nur auf die Mittelpartie des Blattgewebes erstreckende Spaltung sich hier bis auf den oberen Blattrand durchgesetzt hat. Was aber, wie auch das obenerwähnte Parallelgehen der einzelnen Zellschichten des Blattes mit den Faltungsbögen, eindeutig für eine wirkliche Faltung des Phoenixblattes und was eindeutig für eine nachträgliche Verschmelzung der Faltungskanten zur Haut spricht, das ist die Tatsache, daß an mehreren Blättern stellenweise die Nachbarkanten der rechten und linken Blatthälfte zu einem zusammenhängenden Ganzen verschmolzen sind, trotzdem ja die Ausbildung beider Blatthälften unabhängig und getrennt durch die größtenteils nichtgefaltete Mittelpartie sich vollzieht.

Die Tatsache, daß die für die Palmen charakteristische Faltung des Blattes vorkommt auch bei großblätterigen Vertretern anderer Familien, vgl. Curculigo, legte die Frage nahe, wie die Blattentwicklung verläuft bei der den Palmen verwandten Familien der

Cyclanthaceen.

Hier schließt die Gattung

Carludovica

hinsichtlich ihrer Entwicklungsgeschichte eng an den Palmblatttypus an. Was die Blätter von Carludovica (Fig. 7) den Palmblättern gegenüber auszeichnet ist, daß außer der Betonung der Mittelrippe im Blatt, die ja auch bei den Palmen vorliegt, auch noch bei einzelnen Arten

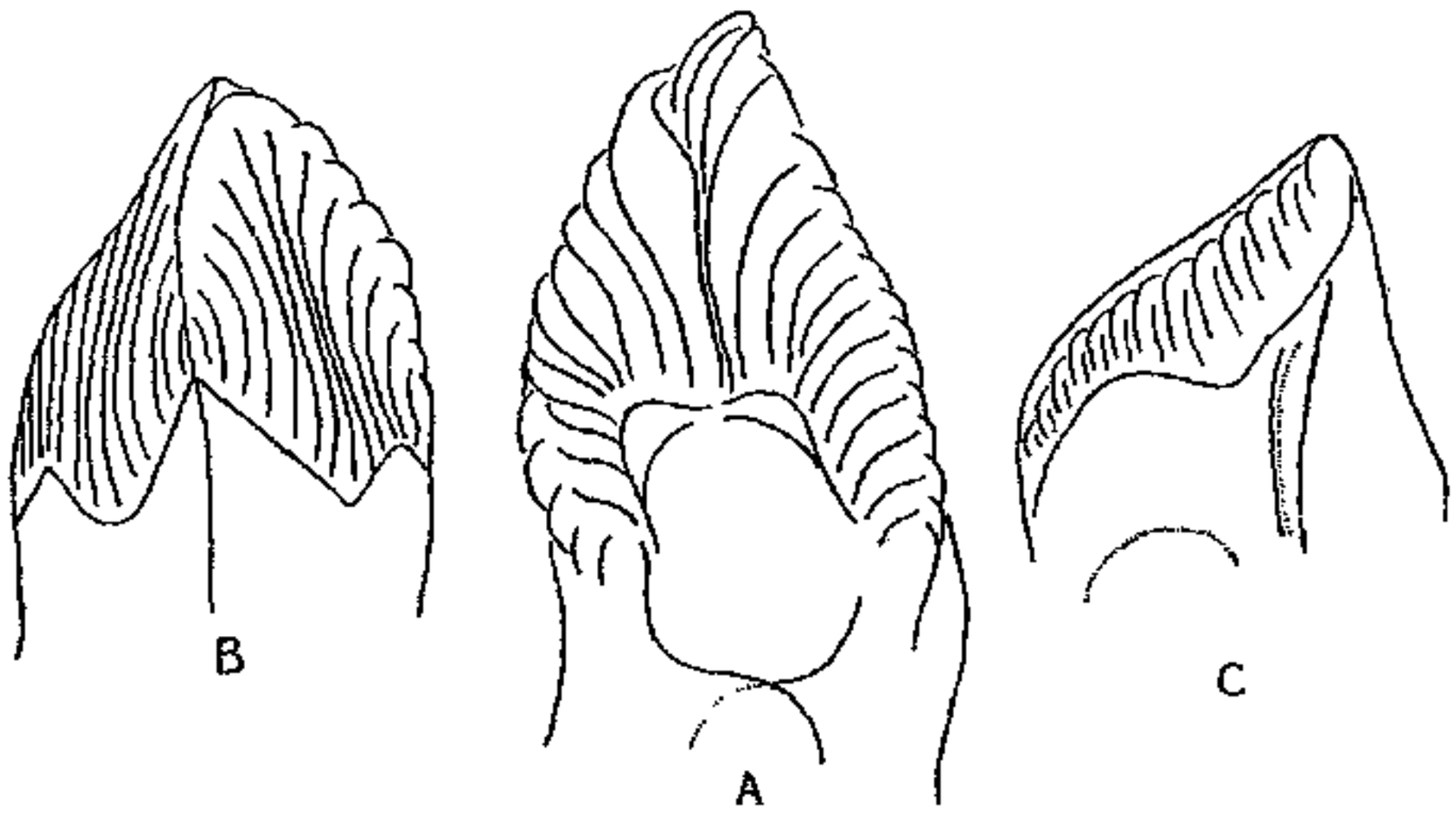


Fig. 7. Carludovica Goebelii. Junge Blattanlage frei präpariert; *A* von hinten, *B* von vorne, *C* von der Seite gesehen.

(Carludovica palmata, C. Goebelii) mehr oder minder stark ausgeprägt, zwei Seitenrippen hervortreten. Entsprechend dieser Tatsache ist der Entwicklungsgang insofern modifiziert, als sich im jungen Blatt an seiner Basis drei vielschichtige Partien bemerkbar machen, die den späteren drei großen Rippen des Blattes entsprechen; die über sie sich hinziehende Partie des Blattes erfährt die Faltung, dabei ist wie auch bei Cuculigo und den Palmen das Mittelstück zwischen den beiden Flanken ungefaltet, während über die zwei aufragenden Seitenrippen die Faltung ununterbrochen fortgeht.

Anders verläuft die Entwicklung von

Cyclanthus.

Sehr früh treten hier bei Cyclanthus bipartitus (Fig. 8 u. 9) kräftig in Erscheinung diejenigen Teile des Blattes, die später die Gabelrippen darstellen.

Zwischen sie eingeschaltet befindet sich ein kurzes Gewebestück, die mittlere Partie der Blattspreite, und links und rechts von den Gabel-

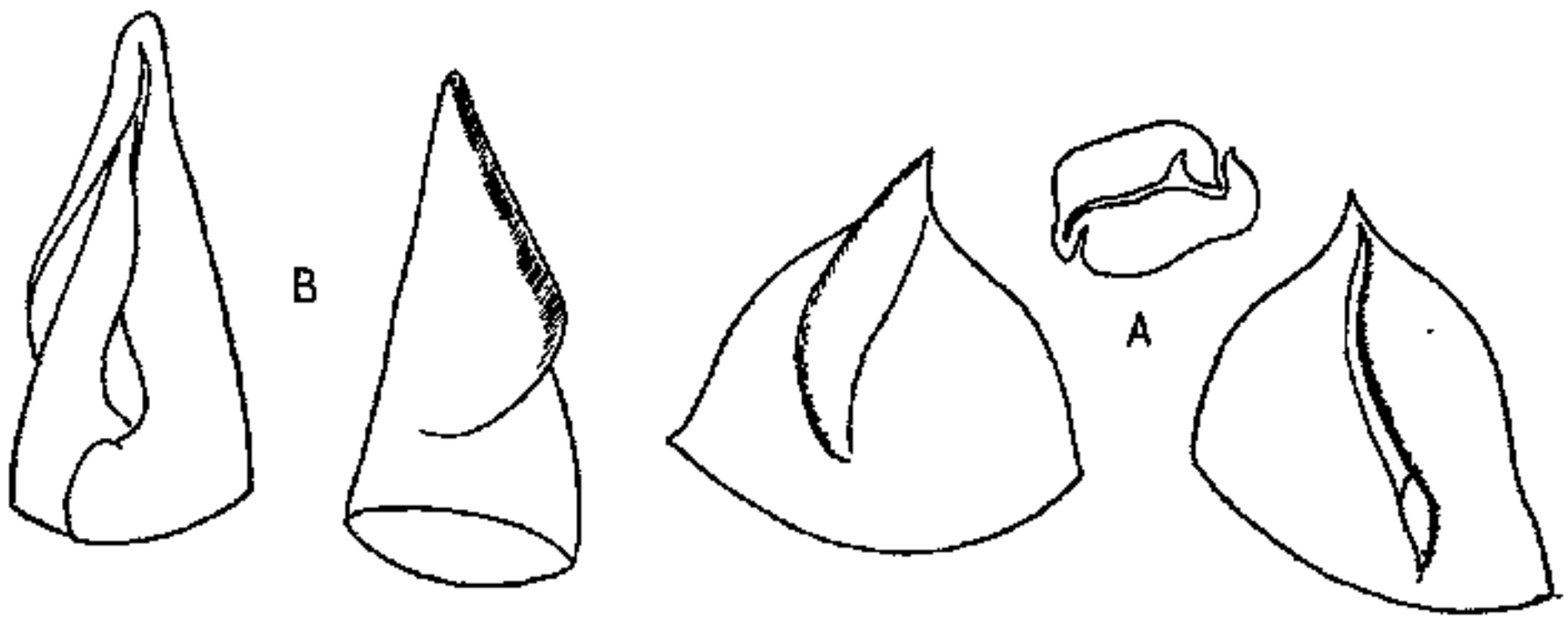


Fig. 8. Cyclanthus bipartitus. Frei präparierte junge Blätter. *A* sehr junges Stadium; von vorne und von hinten und im Querschnitt. *B* etwas älteres Stadium; von vorne und von hinten gesehen.

rippen setzt je ein weiteres kurzes Stück an, die beiden Seitenpartien der Blattspreite. Im Laufe der Entwicklung setzt an diesen drei Stellen sehr starkes Wachstum ein; auch hier kommt es bei der Bildung der eigentlichen Blattspreite zu einer Art Faltung, nur daß es sich um drei Faltungszonen handelt, und daß die Mittelpartie, entsprechend dem größeren Spielraum, über den das jüngere Blatt innerhalb des nächst älteren Blattes verfügt, bei ihrem Wachstum eine der Gabelrippen von außen umgreift.

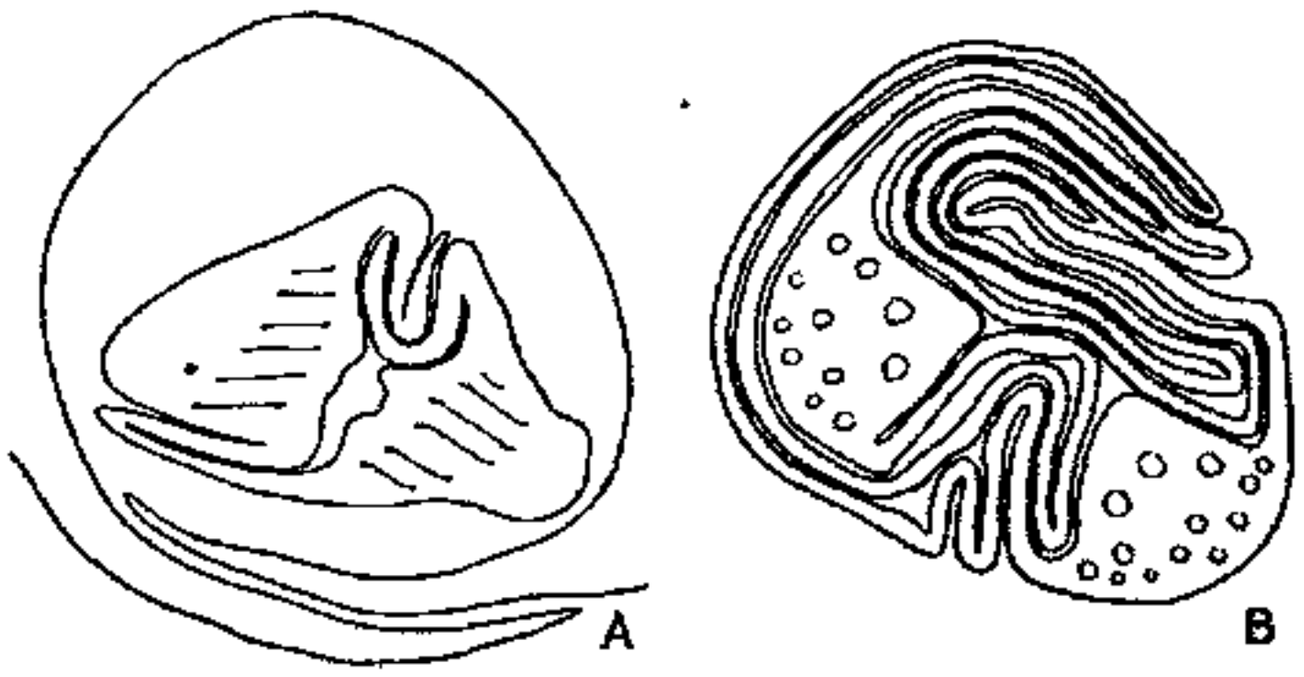


Fig. 9. Cyclanthus bipartitus. Querschnitt durch ein älteres, jedoch noch nicht entfaltetes Blatt.

Es ergibt sich die Frage, inwieweit sich die hier geschilderten Blattypen in Beziehung untereinander und in Beziehung zu der für die Monokotyledonen als typisch zu betrachtenden Blattform bringen lassen.

Die Form des eigentlichen Monokotylenblattes (Fig. 10 *A*) ist repräsentiert in Blättern, bei denen eine Anzahl von gleichmäßig entwickelten Primärnerven einander mehr oder minder parallel verlaufend die Blattspreite durchziehen; eine besonders kräftig entwickelte Mittelrippe, gebildet durch Zusammenfassen der mittleren Leitbündelstränge, ist nicht vorhanden.

Davon lassen sich unmittelbar ableiten: Formen mit ausgebildeter Mittelrippe: Die mittleren Blattnerven der linken und rechten Blatthälfte nähern sich im unteren Teile der Blattspreite sehr stark dem Mediannerven (Fig. 10 *B*).

Curculigo von den hier untersuchten Formen vertreten den Typus. Ihm zuzurechnen sind auch die Blätter der Fiederpalmen, nur daß hier diese Zusammenfassung sämtlicher Blattnerven zur Mittelrippe bereits nahe der Blattspitze einsetzt. Hierdurch und durch das fast rechtwinklige Abstehen der einzelnen Segmente vor der Mittelrippe wird eine fast monopodiale Gliederung der Blattnervatur vorgetäuscht. Jugendformen, untersucht von Phoenix und Cocos, bei deren Blättern ja auch die Segmentierung noch nicht auftritt, zeigen reinen Monokotylentypus.

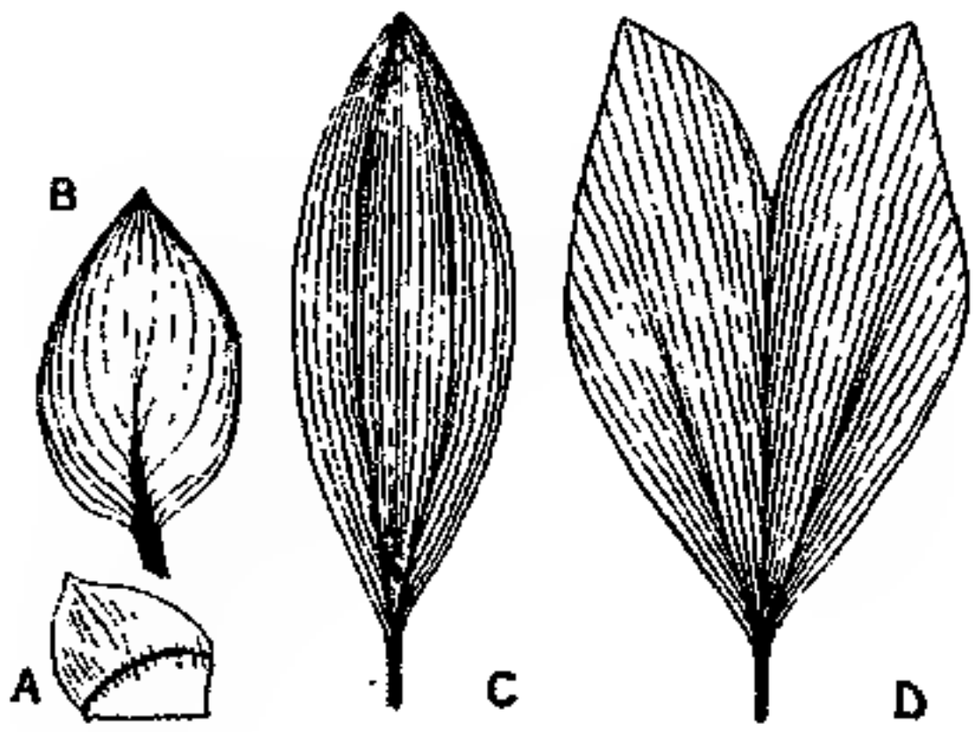


Fig. 10. *A* junges Blatt von Iris. *B* junges Blatt von Funkia ovata. *C* Verlauf der Blattrippen bei Cyclanthus bipartitus. *D* bei Carludovica Goebelii. *A* und *B* nach Deinega, *C* und *D* nach der Natur.

Gleichfalls von dem Monokotylentyp abzuleiten sind auch die Blattformen der Cyclanthaceen. Ludovia mit einer Mittelrippe im Blatte stellt eine Parallelform zu Curculigo dar, bei Cyclanthus (Fig. 10 *C*) erhalten, ohne daß es zur Bildung einer Mittelrippe käme, die zwei Hälften des Blattes je eine kräftige Rippe, indem deren mittlere Nerven sich im unteren Teile jeder Blatthälfte vereinigen. Carludovica (Fig. 10 *D*) schließlich stellt eine Kombination zwischen Ludovia und dem Cyclanthustyp dar. Die Mittelrippe des Ludoviablattes bleibt erhalten und neben der eigentlichen Mittelrippe erhalten sich im basalen Teile des Blattes auch noch die für Cyclanthus charakteristischen Mittelrippen jeder Blatthälfte.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem sehr verehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimen Rat von Goebel, am Schlusse der Arbeit herzlich zu danken für die mir gütig gewährte Hilfe und für das mir in freigebiger Weise zur Verfügung gestellte Pflanzenmaterial.

Literatur.

Deinega, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. Flora 1898, Bd. LXXXV.

Eichler, A. W., Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. Abhandl. d. K. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1885.

Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883.

Ders., Organographie der Pflanzen. Spezieller Teil. 1. Aufl., 1901.

Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse 1868.

Karsten, H., Die Vegetationsorgane der Palmen, eine vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchung. Abhandl. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1847.

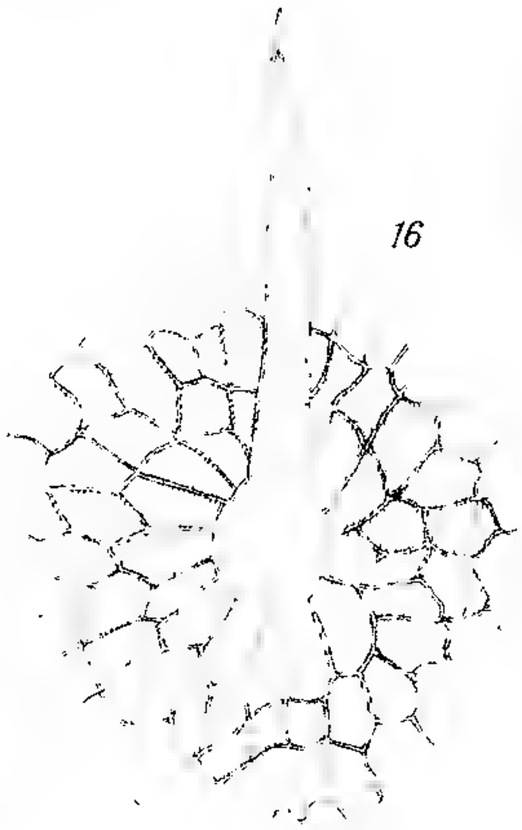
Mohl, H., Über den Bau des Palmstammes. Gesammelte Schriften botanischen Inhalts XI, 1845.

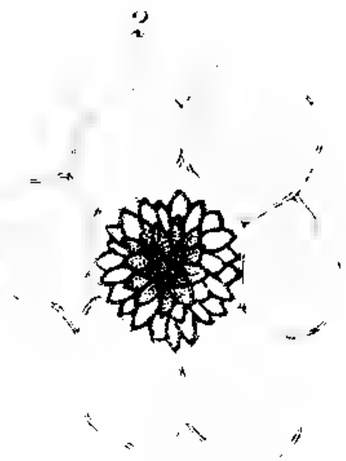
Naumann, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Palmenblätter. Flora 1887.

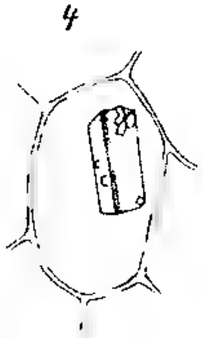
Eingegangene Literatur.

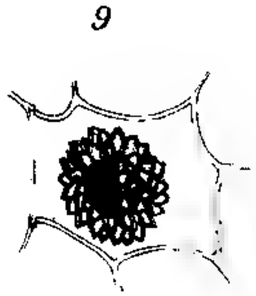
1. J. Bär, Die Vegetation des Val. Onsernone (Kanton Tessin). Zürich 1918. Verlag von Roscher & Co. Preis: 3 frcs.
2. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, begründet von Prof. Dr. Ferd. Cohn, Bd. XIII, H. 3. Mit 8 Tafeln. Inhalt: Markowski, Botrytis cinerea als Parasit auf Aesculus parviflora u. Aesc. Hippocastanum; Br. Rudau, Vergleichende Untersuch. über die Biologie holzzerstörender Pilze; Br. Preuß, Sero-diagnostische Untersuchungen über die Verwandtschaften innerhalb der Pflanzengruppe der Parietales.
3. G. Hegi, Alpenflora. Mit 50 Tafeln. 4. Aufl. München 1919. J. F. Lehmann's Verlag. Preis: M. 7,50.
4. G. Lindau, Die höheren Pilze (Basidiomyceten). 2. Aufl. (Kryptogamenflora für Anfänger, 1. Bd). Berlin. Verlag von Julius Springer. Preis: geb. M. 8,60.
5. R. Pilger, Die Algen. 5. Abt.: Die Meeresalgen. Mit 183 Fig. Kryptogamenflora für Anfänger, Bd. IV, 3. Berlin. Verlag von Julius Springer.
6. H. Welten, Pflanzenkrankheiten. Reclam's Univ.-Bibliothek, Nr. 6061 –6074. Preis: M. 2.

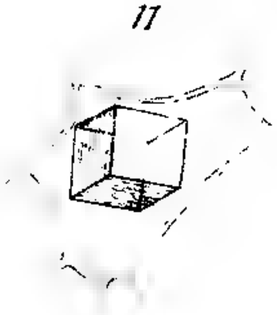
Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

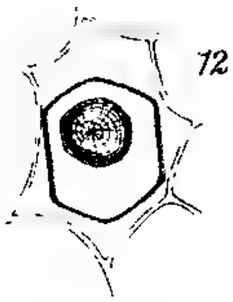


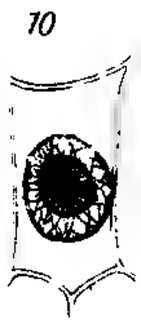


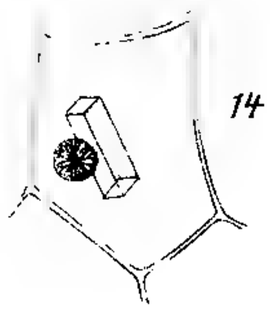


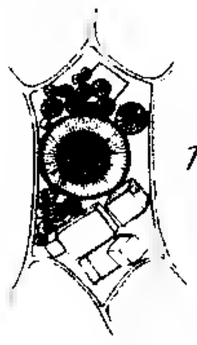


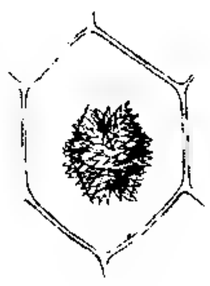










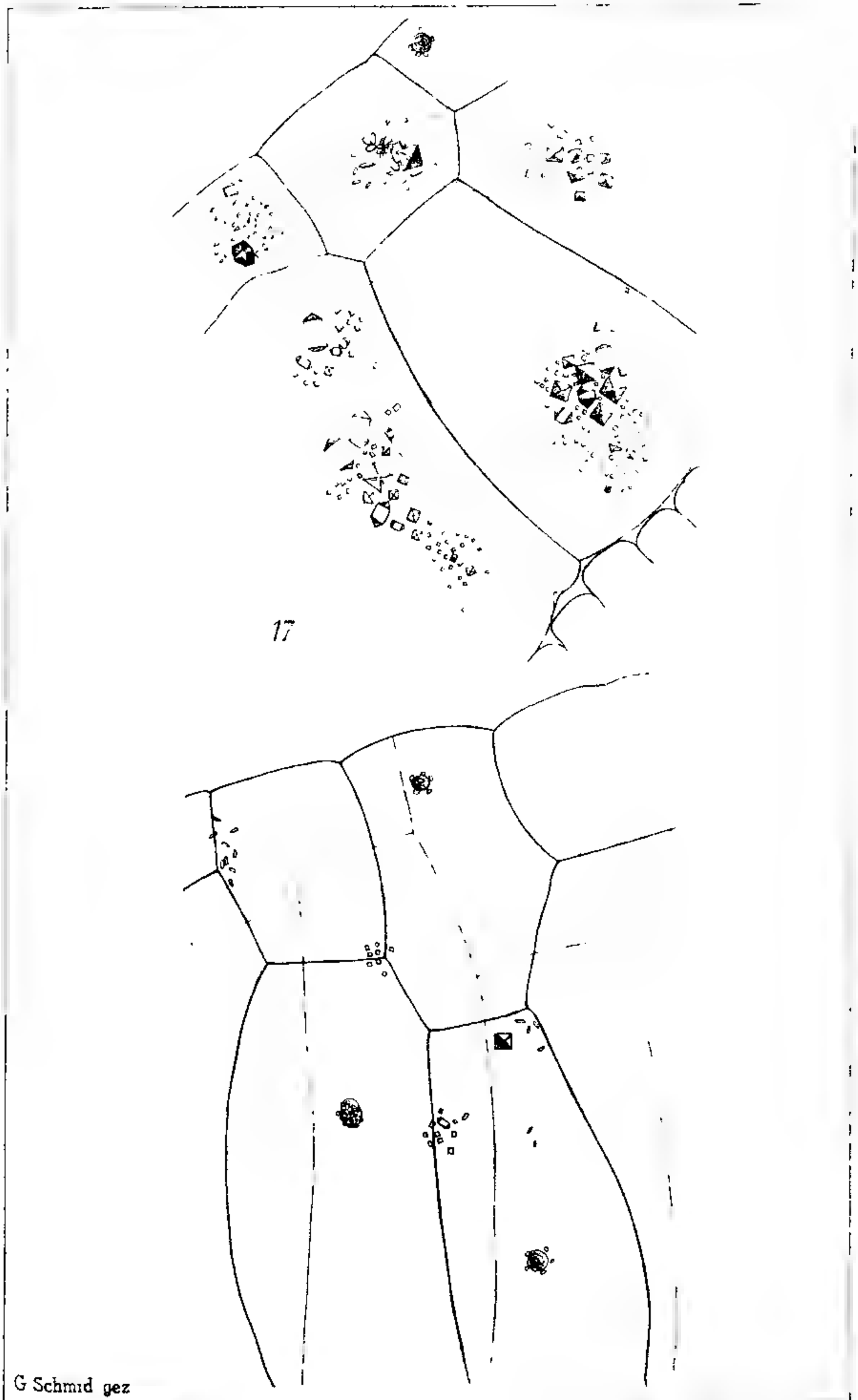


Marg Friedrich gez

H Laue Lith Inst Berlin

Ernst Stahl

Verlag von Gustav Fischer in Jena



Verlag von Gustav Fischer in Jena

Equisetum hiemale.

Impatiens noli-tangere.

Infolge von Exkretzurückhaltung erkrankte Pflanzen.

Ernst Rettig phot. Franz Rettig gez.

Ernst Stahl. *Verlag von Gustav Fischer in Jena.*

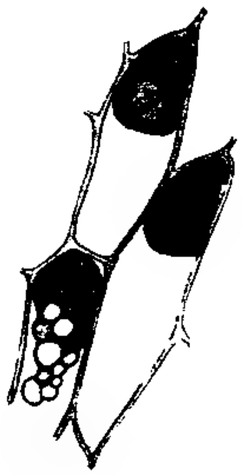


Fig. 1.

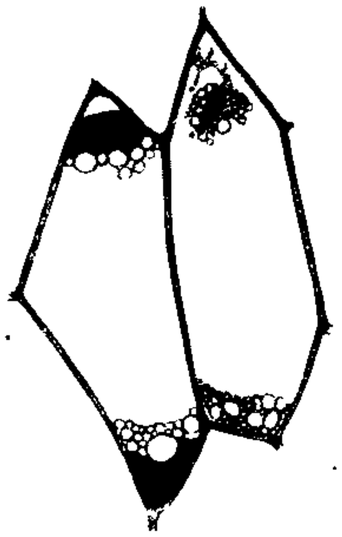


Fig. 3a.

Fig. 4.

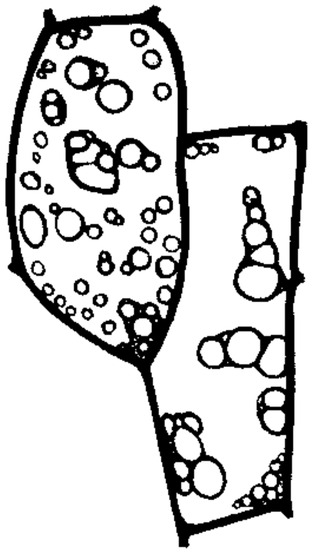


Fig. 8a.

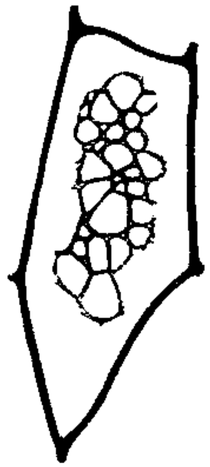


Fig. 8b.

Fig. 9.

Fig. 2.

Fig. 3b.

Fig. 3c.

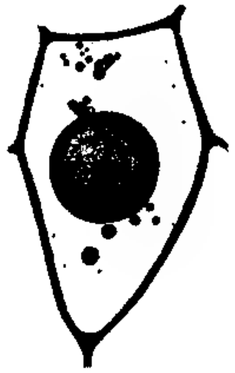


Fig. 5a.

Fig. 5b.

Fig. 10c.

Fig. 10a.

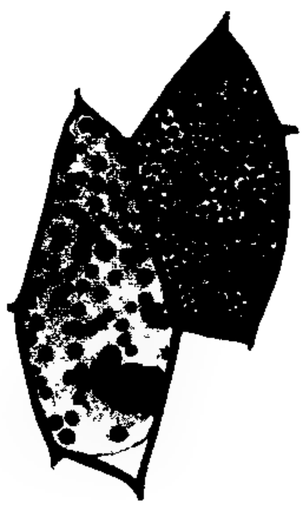


Fig. 10b.

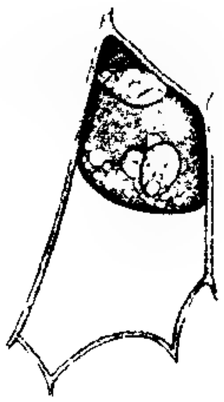


Fig 6.

b Fig. 7. *a*

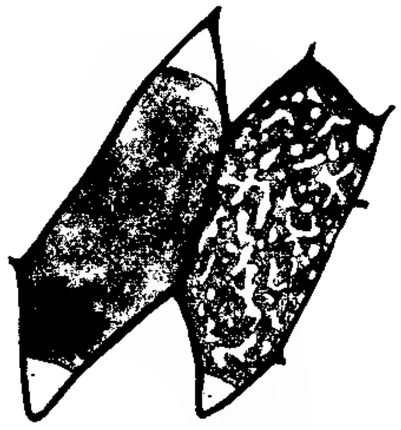


Fig. 10d.

Fig. 11.

Fig. 12.

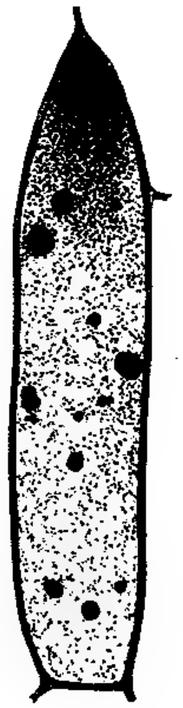


Fig. 13.

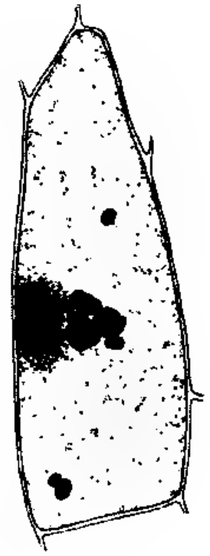


Fig. 14.

Fig. 17.

Fig. 16.

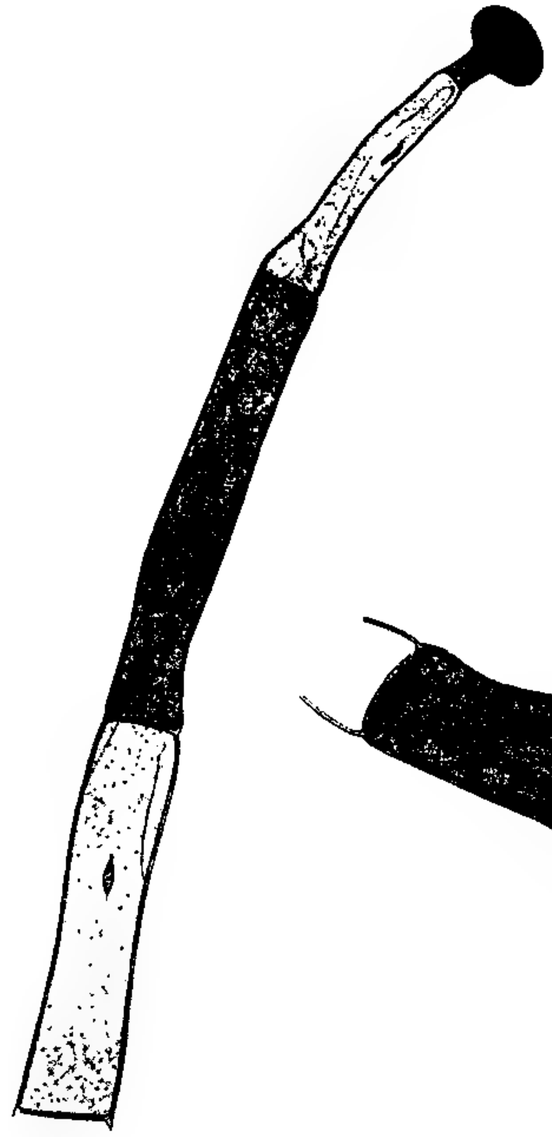


Fig. 18a.

Fig. 18b.

Fig. 18c.

Fig. 15a.

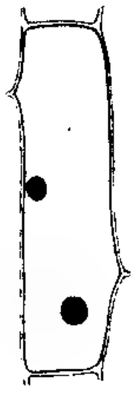
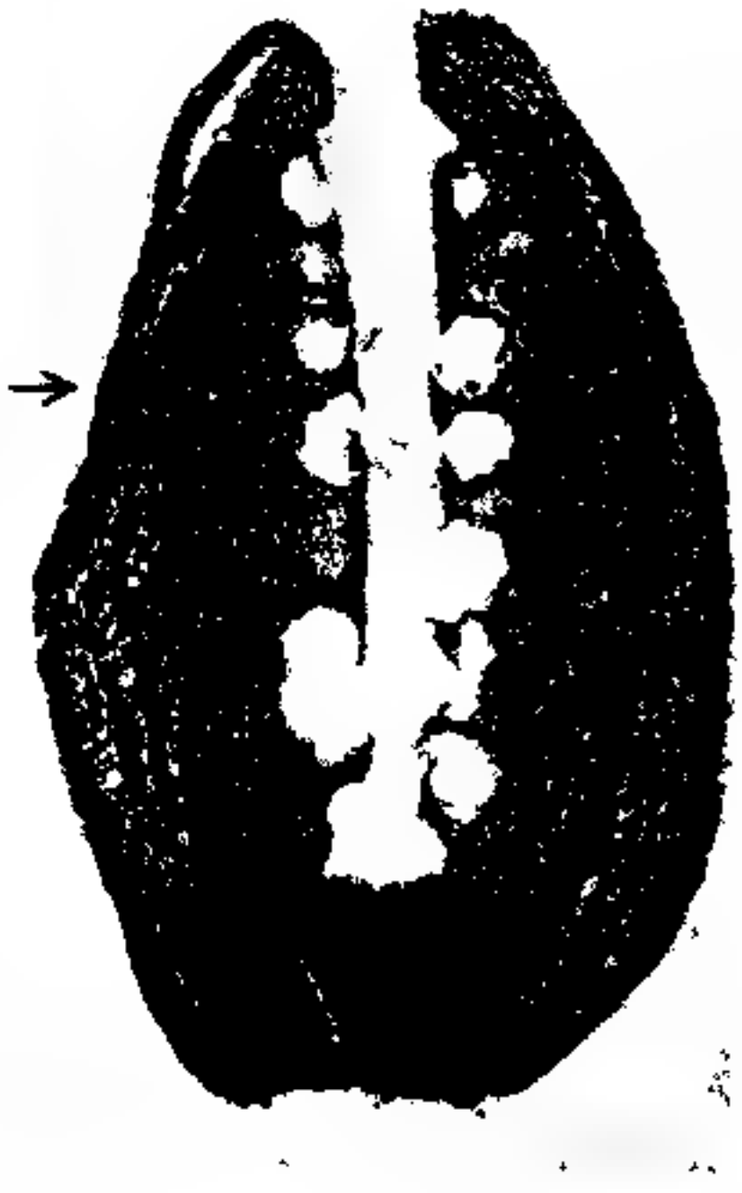
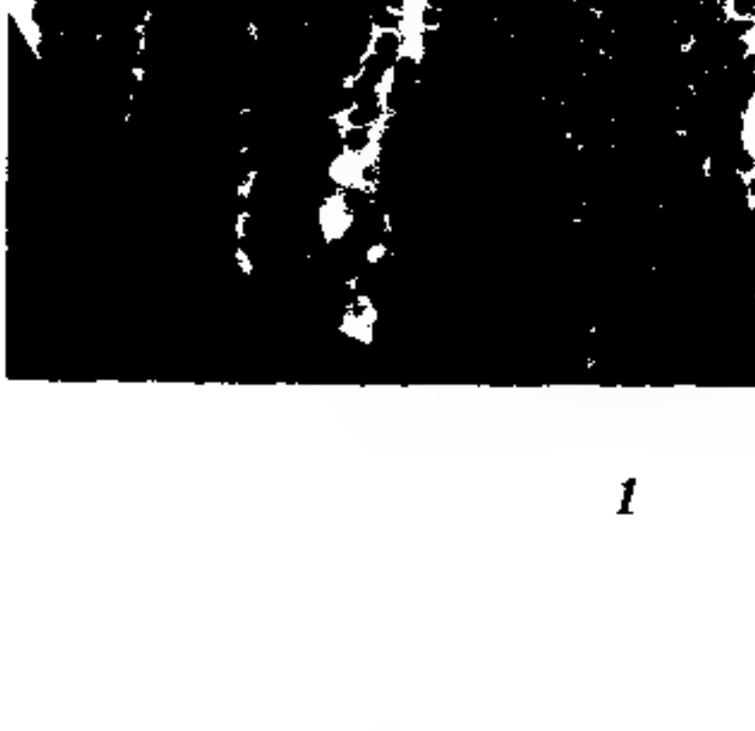


Fig. 15b.

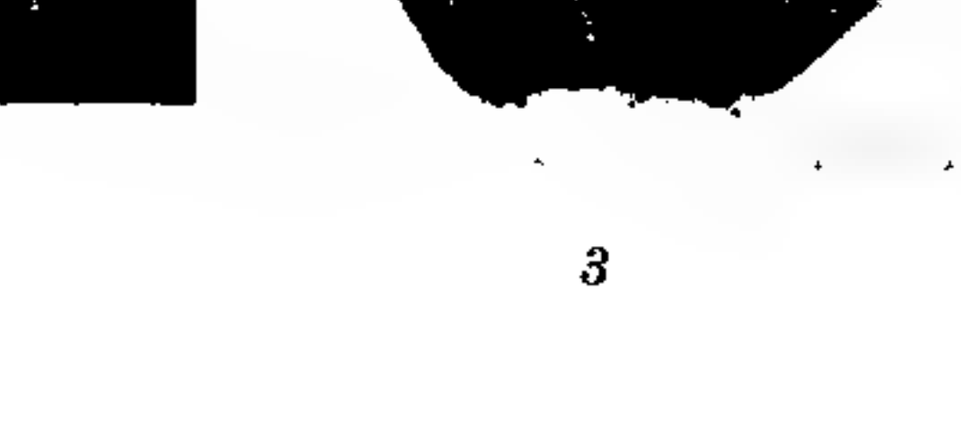
1



3



2



4

Prof. Ad. Wagner phot

E. Heinricher. J. B. Obernetter, Munchen, repr.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Versuche über die Umwandlung von Antheridienständen in den vegetativen Thallus bei Marchantieen.

Von **Josef Doposcheg-Uhlár.**

(Mit Tafel VII und 3 Abbildungen im Text).

In meiner Arbeit „Über äußere und innere Brutbecherbildung bei Marchantia geminata“[1]) berichtete ich über die Umbildung der Antheridienstände einiger auf Java gefundener Exemplare dieser Marchantia in vegetative Tallusäste, wobei gleichzeitig im Inneren der alten Antheridienhöhlen Brutkörper und im Gewebe des neuen Thallus Höhlen mit Brutkörpern entstanden waren, über welchen sich äußerlich „Stifte“ erhoben.

Küster[2]) (pag. 314) reihte diese abnormale Bildungserscheinung unter die „Heterotopieen“ ein.

Diese in der Natur aufgetretene Qualitätsänderung im Wachstum des Antheridienstandes veranlaßte mich zu Versuchen, die Umwandlung eines Antheridienstandes in den vegetativen Thallus auf experimentellem Wege zu erzeugen, um so womöglich die Bedingungen für diese Umwandlung kennen zu lernen.

Die zu diesem Zwecke anfangs Januar 1914 angesetzten Versuche wurden durch den Krieg unterbrochen. Da es zur Zeit noch nicht sicher ist, ob sie wieder aufgenommen und fortgeführt werden können, dieselben aber bereits einige Resultate zeitigten, werden sie hier mitgeteilt.

I.

Marchantia geminata stand mir lebend nicht zur Verfügung, wohl aber waren im Münchener botanischen Garten die tropischen M. palmata und M. planiloba in Kultur. Diese beiden M. schienen mir für den Versuch geeignet, einerseits weil ihre Antheridienstände ebenso wie bei M. geminata die Antheridien auf geteilten Ästen erzeugen, andererseits auch, weil bei der größeren Reaktionsfähigkeit der tropischen Pflanzen sich ein wahrscheinlicheres Resultat erwarten ließ als bei der M. polymorpha unserer Breiten. Gleichwohl wurde auch diese zu den Versuchen herbeigezogen.

Es wurden zwei Versuchsreihen gebildet. In der

ersten Reihe wurden Thallusstücke mit noch nicht ausgewachsenen Antheridienständen auf Torferde verschiedenen Licht-, Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnissen ausgesetzt, ohne daß bis zur Unterbrechung des Versuches sich irgendein Ausschlag in der gesuchten Richtung ergab. In der

zweiten Reihe wurden junge Antheridienstände vom Thallus losgetrennt und als Stecklinge in der Weise weiterkultiviert, daß sie mit dem Stiel so tief in die Erde gesteckt wurden, bis die Unterseite der Strahlen der Erde auflagen. Die Stände waren teils in dem Alter, daß sie schon reife Antheridien ausgebildet hatten, wovon man sich durch die milchige Färbung eines aufgelegten Wassertropfens leicht überzeugen konnte, oder sie waren ganz junge, nur 2—3 mm im Durchmesser betragende Scheiben, bei welchen die Trennung in Äste noch nicht stattgefunden hatte (Fig. 1).

Diese Kulturen standen dauernd in einem hellen, feuchten Gewächshause, dessen Temperatur nicht unter 15° C herunterging. Schon nach 6 Wochen zeigten sich Ausschläge in der gesuchten Richtung, welche bis zur Unterbrechung des Versuches folgende Resultate zeitigte:

Marchantia planiloba.

A. Nachdem die Strahlen ihre normale Länge (nach Stephani[3]) werden sie bis zu 12 mm lang) unter normaler Ausbildung von Antheridien erreicht hatten, setzte der größere Teil das Wachstum über diese Länge hinaus fort, wobei die häutigen Randlappen, welche das geringe Assimilationsgewebe für den A. Stand bildeten, die Tendenz hatten, sich zu verbreitern (Tafel VII, Fig. 2). Sie konnten so das 2—3 fache der normalen Länge erreichen, immerfort Antheridien erzeugend. Einzelne verlängerte Äste traten an ihrem Wachstumsscheitel wiederholt in Teilung ein (Fig. 2), die Qualität als Antheridien bildender Ast noch immer beibehaltend. An zwei Stecklingen entstanden an den Scheiteln der verlängerten Äste neue gestielte Antheridienstände.

B. Andere unter denselben äußeren Bedingungen wachsenden Stecklinge gaben die Bildung von Antheridien bald auf, verbreiterten sich am Vegetationsscheidel und wurden zu einem vegetativen Thallus mit normalen äußeren Brutbechern (Tafel VII, Fig. 3).

C. Noch andere Äste, ebenfalls unter den gleichen Wachstumsverhältnissen, schoben zwischen die eben geschilderten generativen und vegetativen Stadien ein Zwischenstadium ein. Die Verbreiterung des

Astes erfolgte nur allmählich und an Stelle der Antheridien traten in 3—4 Reihen nebeneinander und hart aneinander aufschließend, endogen in Höhlen erzeugte Brutkörper, so wie dies bei M. geminata geschildert worden war. Auf der Oberseite endigten diese Höhlen regelmäßig in bis 3 mm lange Stifte, welche der Oberfläche das Aussehen einer Bürste gaben. (Bei M. geminata war nur an zwei Exemplaren vereinzelt je ein Stift gefunden worden.) Dann erst entstanden mit Annahme der normalen Thallusbreite die exogen gebildeten Brutkörper in Brutbechern (Tafel VII, Fig. 3, Textfig. 4).

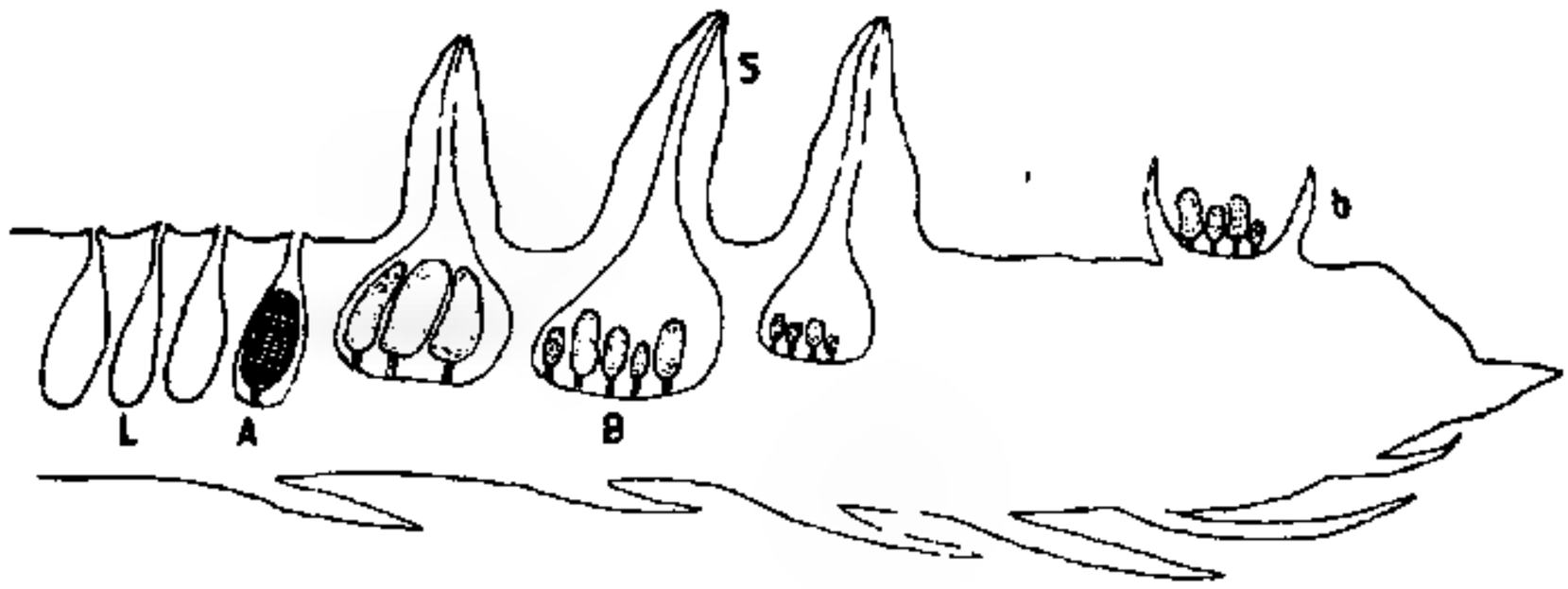


Fig. 4. Längsschnitt durch einen verbreiterten A.-Ast. *L* leere Antheridienhöhlen. *A* Antheridium. *B* Brutkörperhöhlen mit Brutkörpern. *b* Brutbecher, *S* Stift. Schematisiert.

Es kamen somit alle bei M. geminata in der Natur gefundenen abnormen Bildungsabweichungen in dieser Versuchsreihe in Erscheinung.

Marchantia palmata.

Die Stecklinge dieser M. erwiesen sich bei gleichen Kulturbedingungen nicht so plastisch wie die der M. planiloba, indem sie wohl abnorm lange Äste hervorbrachten, auch in Teilung eintraten, doch niemals in das vegetative Stadium oder in das Zwischenstadium mit endogenen Brutkörpern übergingen.

Marchantia polymorpha

zeigte sich in keiner Weise reaktionsfähig.

III.

Betrachten wir die geschilderten Versuchsresultate etwas näher. so können wir finden:

ad A. Im Stecklingsversuch erscheinen zur Anlage und Ausbildung von Antheridien dieselben Bedingungen realisiert, wie an der intakten Pflanze. Hierbei scheint speziell die Assimilationstätigkeit des

Mutterthallus keinen besonderen Einfluß auf die Antheridienbildung zu haben, da im Steckling die von den Ästen erzeugten Assimilate trotz der geringen Ausdehnung der assimilierenden Oberfläche zur Erzeugung der Antheridien genügen.

Unter natürlichen Bedingungen befinden sich auf der Unterseite der Antheridienstrahlen keinerlei Rhizoiden. Die im Versuche dem Substrate aufliegenden Strahlen bilden jedoch Rhizoiden, durch welche die Aufnahme von Wasser und der mineralischen Bestandteile mindestens in dem Maße erfolgen muß, wie dies an dem intakten Stande durch den Stiel seitens des Mutterthallus her geschieht. Wie weit sich das Verhältnis zwischen Assimilationstätigkeit und Ausbildung von Rhizoiden in den vorliegenden Versuchen gestaltete, und ob sich durch Beeinflussung des einen oder anderen dieser Faktoren ein Ausschlag herbeiführen läßt, konnte noch nicht untersucht werden.

Im Verlaufe der normalen Entwicklung des Antheridienstandes und der fertilen Äste desselben muß ein Hemmungsfaktor auftreten, welcher das Längenwachstum dieser Äste begrenzt. Bei der Stecklingskultur fällt dieser Hemmungsfaktor offenbar weg. Es wäre nun zu untersuchen, welches dieses hemmende Moment ist, das den Vegetationsscheitel des Astes veranlaßt, sein Wachstum einzustellen. Vom rein mechanischen Standpunkt aus gesehen muß zwischen der Tragkraft des exzentrisch angebrachten Stieles und dem Druck der Strahlen ein gewisses Gleichgewicht herrschen, sonst würde bei Überwiegen des letzteren der ganze Stand umgelegt werden. Daß im Stecklingsversuche einzelne verlängerte Äste zur Bildung eines neuen Antheridienstandes schritten, zeigt, daß im normalen Thallus und im Stecklingsast dieselben formativen Bedingungen vorhanden sein können, die kennen zu lernen im Wege des Stecklingsversuches leichter möglich sein dürfte, da alle bisherigen Versuche, bei Marchantieen die Bedingungen für das Auftreten der generativen Fortpflanzung festzustellen, versagten.

ad B. Beim Übergang des Antheridienastes in den vegetativen Thallus konstatieren wir einerseits wiederum den Wegfall des Hemmungsfaktors am Vegetationsscheitel, andererseits tritt die Frage auf, welche Momente diese qualitative Umstimmung des Wachstums bedingen. Daß das Auftreten der Rhizoiden und mit ihnen das Verhältnis zwischen Assimilation und Aufnahme der Aschenbestandteile die Ursache sein dürfte, ist anzunehmen. Es dürfte möglich sein durch Begrenzung des Wachstums der Rhizoiden die Ausbildung des vegetativen oder generativen Stadiums in die Hand zu bekommen, ähnlich vielleicht wie es mir gelang, bei Knollenbegonien durch Abschneiden der Wurzeln die

Pflanze zu veranlassen, das Blattstadium zu überspringen und direkt zur Blütenbildung zu schreiten [4]).

Es scheint nicht unmöglich und wäre zu versuchen durch derartige Beeinflussungen an ein und demselben Thallusstück die verschiedenen Stadien zu wiederholten Malen hervorzurufen und hierbei die Bildung von generativen Ständen auszuschalten.

ad C. Die Ausbildung des Übergangsstadiums beginnt mit einer allmählichen Verbreiterung des Antheridiumastes zum Thallus. Gleichzeitig sieht man äußerlich in der Mitte des neuen Thallus mehrere Reihen von Stiften in der Breite, wie vorher die Antheridien eingesenkt waren, als ununterbrochene Fortsetzung der Antheridien. Diese Stifte hören dann entweder mitten im Thallus plötzlich auf oder es zeigt sich entfernt von der früheren Gruppe in der Mittellinie des Thallus vereinzelt hier und da noch ein einzelner Stift. Unter jedem Stift befindet sich eine Höhle mit Brutkörpern.

Die Zahl und Anordnung dieser Brutkörperhöhlen macht zwar den Eindruck, als ob sie den Antheridienhöhlen homolog wären. Es sieht so aus, als wäre beim Übergange zum vegetativen Thallus das formative Element, das die Antheridienanlage begleitete, noch beibehalten worden, während die innere Qualität, d. i. die Bildung der Geschlechtszellen bereits verloren gegangen wäre.

Aus Untersuchungen von Leitgeb [5]), Barnes und Land [6]) wissen wir, daß sowohl die Antheridien als auch die Brutkörper oberflächlich am Vegetationsscheitel angelegt werden. Während die Antheridienmutterzelle bei ihren weiteren Teilungen von dem umgebenden Gewebe überwachsen und so in das Innere des Astes versenkt wird, wachsen die Brutkörperanlagen oberflächlich weiter und werden von dem ringförmig aus der Oberfläche sich erhebenden Brutbecher eingeschlossen.

Die inneren Brutkörperhöhlen entstehen nun, soweit dies untersucht werden konnte, am Vegetationsscheitel, sind also den Antheridienhöhlen homolog. Auf dem Grunde derselben bilden sich an Stelle des Antheridiums die Brutkörper aus, manchmal nur zwei an Zahl.

Aber auch hier scheinen im Inneren noch formative Schwankungen vorzukommen. Ein verbreiterter Antheridienast zeigte bei der Untersuchung Höhlen, in welchen von der Basis derselben ein embryonaler Zellstrang in den Stift hinaufwuchs, während nebenan Brutkörperanlagen vorhanden waren (Fig. 5, 6). Man kann diesen abnormalen Zellstrang als eine Antheridiumanlage ansehen, die ihre ursprüngliche Qualität verlor, vegetativ weiterwuchs, jedoch bereits eine solche

Wachstumstendenz eingeschlagen hatte, daß die Umbildung zum Brutkörper nicht mehr möglich war. Durch die veränderten Wachstumsbedingungen scheint das ganze System ins Wanken gekommen zu sein.

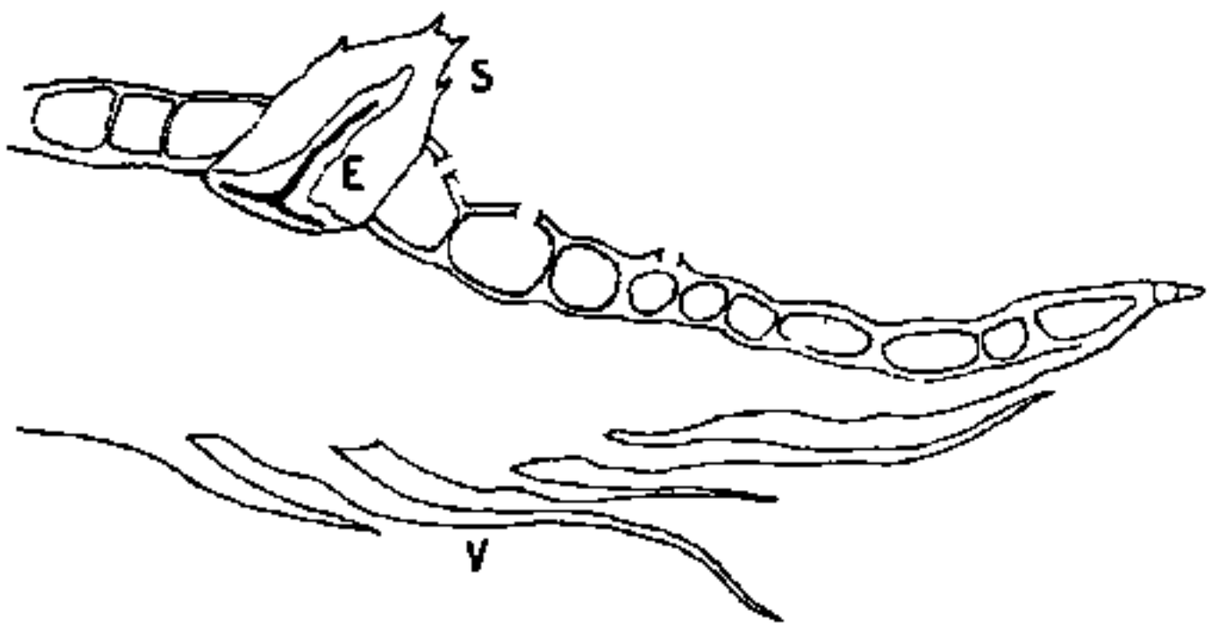


Fig. 5. Erklärung im Text. *S* Stift, *V* Ventralschuppen, *E* Embryonaler Gewebeschlauch. Vergr. 80mal. Mikrotomschnitt.

Außer der eben geschilderten Entstehung der Brutkörper werden solche auch in alten Antheridienhöhlen und auch sonst im älteren Gewebe angelegt, so wie ich diese Art des Auftretens auch bei Marchantia geminata [1]) geschildert hatte.

Die Stifte sind ohne Zweifel Brutbecher, welche von den Ausführungspapillen der Antheridienhöhlen die „Geschlossenheit" als Eigenschaft mit sich führen. Für die Homologie mit Brutbechern sprechen auch die Papillen oder Haare, welche sich an der Spitze und auch zerstreut an der Oberfläche der Stifte befinden, ebenso wie sie den oberen Rand des Brutbechers krönen.

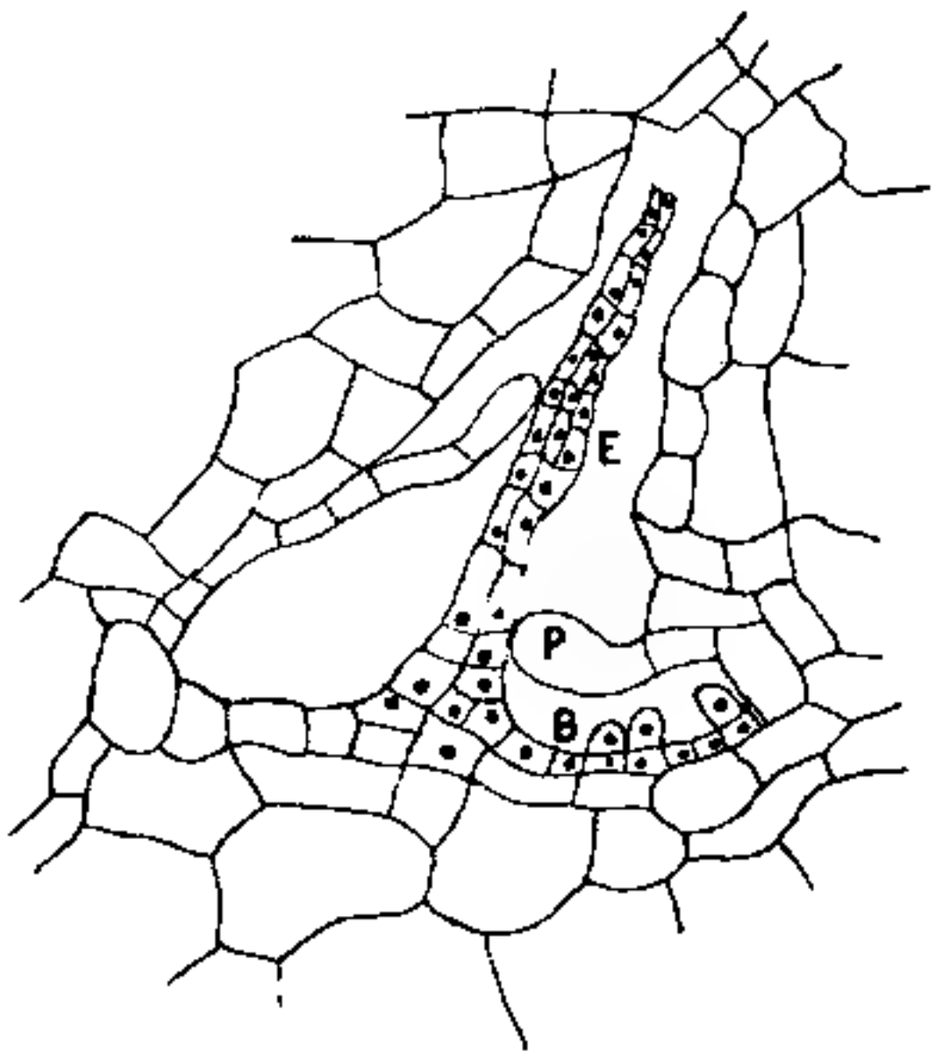


Fig. 6. Erklärung im Text. Detail aus Fig. 5. *E* Embryonaler Gewebeschlauch, *P* Schleimhaare. *B* Brutkörperanlagen. Vergr. 260mal. Mikrotomschnitt.

Bei der weitaus größten Zahl der untersuchten Stifte konnte eine entsprechende Öffnung derselben, um die bereits entwickelten Brutkörper zu entlassen, nicht festgestellt werden. Bei wenigen Stiften war zwar die Ausgangsöffnung etwas erweitert, doch hätten auch durch diese erweiterten Öffnungen die Brutkörper noch nicht den Weg ins Freie finden können. Dies wäre erst durch das Absterben des Stift- und Thallusgewebes möglich.

Die Stifte sind demnach im vorliegenden Falle als nicht „zweckmäßige" Bildungserscheinungen zu betrachten.

Stifte, als normale Ausführungsgänge für die Spermatozoiden finden sich bei verschiedenen Riccia-Arten, wo sie, wie Goebel (7, pag. 522, 683) ausführt, wie die Spitze einer Spritze wirken. Ferner

besitzt Blasia flaschenförmige Brutkörperbehälter, deren Bauch man mit unserer Brutkörperhöhle, deren langen Hals man mit dem Stift parallel stellen könnte.

Die Bildung der Stifte läuft übrigens der Entwicklung der Höhlen und Brutkörper voraus. Schon über ganz kleinen Höhlen mit erst wenigzelligen Brutkörperanlagen befinden sich bereits voll entwickelte Stifte.

Daß übrigens auch die Brutbecher bei M. planiloba labile Gebilde sind, zeigt auch der Umstand, daß wiederholt halbmondförmige Brutbecher, ganz ähnlich wie bei Lunularia, in den Kulturen gefunden wurden.

-

Vergleichen wir zum Schlusse die bei M. geminata in der Natur aufgetretenen abnormalen Wachstumserscheinungen mit den Resultaten des Stecklingsversuches, so finden wir die ersteren alle auch im Versuche realisiert. Neu kommen hinzu der kontinuierliche Übergang von Antheridienhöhlen mit Antheridien zu Brutkörperhöhlen mit Brutkörpern und Stiften, die Ausbildung derselben am Vegetationsscheitel, das Schwanken der formativen Gestaltung beim Übergang vom generativen zum vegetativen Stadium, besonders gekennzeichnet durch das Wachstum des aus einer Antheridiumanlage hervorgegangenen Gewebestranges durch einen Stift.

Zusammenfassung.

Werden junge Antheridienstände der tropischen Marchantia planiloba als Stecklinge kultiviert, so zeigen die Antheridienäste dreierlei abnormale Wachstumserscheinungen. 1. Sie wachsen bis zur dreifachen normalen Länge heran, hierbei ihre ursprüngliche Qualität als Antheridienerzeuger beibehaltend. 2. Sie werden bald nach Erreichung ihrer natürlichen Länge vegetativ, indem sie am Scheitel in den normalen Thallus übergehen, der Brutbecher und Brutkörper erzeugt. 3. Zwischen das generative und vegetative Stadium kann ein Zwischenstadium eingeschaltet werden in der Weise, daß die Verbreiterung des Antheridienastes am Vegetationsscheitel nur allmählich vor sich geht, während gleichzeitig an Stelle der Antheridien Brutkörper in endogenen Höhlen in derselben Anordnung und Anzahl, wie dies bei der Antheridienbildung der Fall ist, erzeugt werden. Diese Brutkörperhöhlen sind äußerlich von Stiften überragt, die den Brutbechern homolog sind.

Die Ursache für diese Wachstumsänderungen ist in der geänderten Nahrungsaufnahme zu suchen, die bedingt ist dadurch, daß die Antheridienäste, dem feuchten Substrate aufliegend, Rhizoiden bilden, welche Erscheinung bei den mit dem Mutterthallus verbundenen Antheridienästen nicht der Fall ist.

Versuche mit der ebenfalls tropischen M. palmata gaben einen Erfolg nur hinsichtlich der Verlängerung der Antheridienäste; die mit unserer M. polymorpha angestellten Versuche zeigten keine Reaktion.

Herrn Geheimrat Goebel danke ich ergebenst für die Überlassung des Versuchsmaterials und Gewährung der Möglichkeiten für die Durchführung der Versuche.

Partenkirchen, im Februar 1919.

Literaturverzeichnis.

1) Doposcheg-Uhlár, Über äußere und innere Brutbecherbildung an den Antheridienständen von Marchantia geminata. Flora 1915, Bd. CVIII.

2) Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1916.

3) Stephani, Species Hepaticarum.

4) Doposcheg-Uhlár, Frühblüte bei Knollenbegonien. Flora 1912, Bd. CIV.

5) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. 1879.

6) Barnes und Land, The origin of the cupula of Marchantiaceae. Botan. Gazette 1908.

7) Goebel, Organographie der Pflanzen. 2. Auflage. II. Teil. Jena 1915.

Pflanzliche Plasmastrukturen und ihre Beziehungen zum Zellkern.

Von **M. v. Derschau** (Auerbach-Hessen).

(Mit Tafel VIII u. IX.)

Die Strukturen, welche wir im Zytoplasma der Pflanzenzelle sowohl während der Kern- und Zellteilung, wie auch beim weiteren Ausbau derselben beobachten, gelten nach der Auffassung der meisten Zytologen auch heute noch für individuelle Bestandteile des Zytoplasmas. Aus morphologisch dienlichen Gründen entwickelte sich der Begriff von einem initiativen Plasma, auch „Kinoplasma“ genannt, welch letzterer gewissermaßen als ein deus ex machina, viele der sich in der Zelle abspielenden morphologischen Phänomen beherrschen sollte. In der Zoologie hat sich dieser Begriff nie recht einbürgern wollen, während in der botanischen Morphologie der Zelle unter der Ägide Strasburger's und in den Arbeiten seiner Schüler die Kinoplasmatheorie eine sehr wesentliche Rolle spielt. Es kam hierzu das Dogma von der Kernmembran, das ohne Zweifel viel dazu beitrug, eine Teilnahme des Kernes materieller Art bei den sich in der Zelle abspielenden Metamorphosen sozusagen auszuschalten.

Unter dieser Anschauung entstanden die wichtigen Arbeiten von R. A. Harper[1]), M. u. P. Bouin[2]), Dixon[3]), Mottier[4]), Juel[5]). Němec[6]) u. a. Von besonderem Interesse erscheint hier die klassische

1) Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897.

2) Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonaire. Bibliographic anatomique 1898.

3) On the chromosomes of Lilium longifolium. Proceedings of the Royal Irish Acad. 1895, Vol. III, Ser. 3.

4) Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. XXXI.

5) Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung und Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung in den Samenanlagen von Larix. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, XXXV.

6) Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen. Biol. Zentralbl. 1901.

Arbeit Harper's: Der Autor läßt an der Hand vorzüglicher Abbildungen den Vorgang der Membranbiidung bei der werdenden Ascospore von Erysiphe communis hauptsächlich unter der Wirkung einer „kinoplasmatischen Zentrosphäre sich abspielen. Er betont zwar, daß der Kern bei der Bildung der „kinoplasmatischen Grenzschicht" mitwirkte, und daß Kern und „Zentrosphäre" während des ganzen Prozesses innig miteinander verbunden wären. Zu einer Abgabe von Kernsubstanz mittels des schnabelförmig ausgezogenen Kernfortsatzes aber kann der Autor sich nicht entschließen, sondern läßt es bei einer dynamischen Wirkung seitens des Kernes bewenden. Die eigenartige morphologische Struktur des letzteren drängte geradezu zu einer Abgabe stofflicher Art[1]). Miehe[2]) hält neben der dynamischen Einwirkung des Kernes auch eine materielle nicht für ausgeschlossen. Er nahm eine solche bei der Regeneration der Epidermis von Tradescantia an, wo der Kern der Membran dicht angeschmiegt lag. Auch M. u. P. Bouin erklärten die „filaments particuliers" in den Embroysackmutterzellen von Liliaceen für zytoplasmatische Bildung. Strasburger[3]) dagegen hielt sie für kinoplasmatisch. Dixon, Mottier, Juel, welche dieselben Strukturen in ♀ Archesporzellen anderer Monokotylen fanden, geben dieselben für kinoplastische Faserbündel aus. Die Němec'schen „Fibrillen" in den Plasmasträngen meristematischer Wurzelzellen, deren Untersuchung der erste Teil dieser Ausführungen gewidmet ist, wurden morphologisch von Haberlandt[4]) im Strasburger'schen Sinne den kinoplasmatischen Bildungen eingereiht.

Es lag nahe, zu untersuchen, ob nicht engere Beziehungen zwischen Kern und den fibrillären Strukturen Němec's obwalten könnten, vielleicht ähnlicher Art, wie ich es bereits früher für die als „Chondriosomen" bezeichneten Fadengebilde gezeigt hatte. Auch schien es mir denkbar, daß die von Lidforss[5]) und Å. Åkerman[6]) beschriebenen kinoplasmatischen Fäden und fadenförmigen Plasmafäden Kernderivate

1) v. Derschau. Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellf. 1914, Heft 2, pag. 232, 235, 236.

2) Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora 1901, pag. 137. Vergl. hierzu v. Derschau, Wanderung nukleolarer Substanz während der Karyokinese. Ber. d. D. bot. Ges. 1904, XXII. Heft 8.

3) Die Ontogenie der Zelle seit 1875. Progr. rei bot. 1907, Bd. 1, pag. 22.

4) Über fibrilläre Plasmastrukturen. Ber. d. D. bot. Ges. 1901, XIX.

5) Kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren 1908. Univ. Årsskr. Lund, N. F., IV. 2.

6) Studien über fadenförmige Protoplasmastrukturen in den Pflanzenzellen. Lunds Univ. Årsskr. 1915. N. F., Avd 2, Bd. XII, Nr. 4.

sein könnten. Wir werden die Beobachtungen der beiden letzten Forscher im zweiten Teile berücksichtigen.

Ich halte es nun für zweckmäßig, vorher einige Beobachtungen einzuschalten, die mir bei dem Studium lebender und fixierter Objekte aufgefallen waren und mir gewissermaßen eine Richtschnur für die Beurteilung fixierter Präparate abgaben. Dabei bin ich zu der Auffassung gelangt, daß die bisherige Interpretation besagter Plasmastrukturen sich nur auf der Basis eines nicht wohl zureichend fixierten Materiales heranbilden konnte. Wenn irgendangängig übte ich eine stetige Kontrolle der Präparate mit dem lebenden Material.

In lebenden Epidermiszellen ist der Kern stets von einem engeren oder weiteren hellen Raume umgeben, der vielleicht als Vakuole in weiterem Sinne aufgefaßt werden kann. Von den echten Vakuolen unterscheidet sich dieser Raum durch das Fehlen einer reellen Vakuolenmembran. Nach außen schließt sich unmittelbar das Wabengerüst des übrigen Zellleibes an. Dieser lichtbrechende Saftraum läßt schon intra vitam, Verbindungen, Brücken oder Kernfortsätze erkennen, welche mit breiterer Basis vom Kern ausgehend sich konisch verjüngen und mit der Spitze, die ein basichromatisches Tröpfchen trägt, an dem Netzwerk inseriert sind. Hat man, wie in Epidermiszellen, ganze Kerne vor sich, so kann man dieselben unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen ziemlich gleichmäßig auf demselben verteilt sehen. Der Kern gleicht demnach morphologisch einer Amöbe mit pseudopodialen Fortsätzen. Dasselbe wiederholt sich in kleineren Verhältnissen bei dem Nucleolus. Kern wie Kernkörperchen sind an ihren Fortsätzen gleichsam supendiert[1]). Auch Schürhoff[2]) hat später bei den Kernen der Konnektive von Arum maculatum einen direkten Zusammenhang zwischen Nukleolen und Chromosomen durch „direkte Fortsätze" festgestellt. Die Auffassung A. Meyer's[3]) muß ich daher für irrig erklären, wenn er sagt, daß die Nukleolen in den Kernen genau so als isolierte Fremdkörper lägen, wie die Stärkekörner in den Trophoplasten.

Weisen nun fixierte Objekte diese Strukturen nicht mehr auf, was z. B. aus den Abbildungen Harper's und Juel's hervorgeht, so muß ich dies Wirkungen unserer modernen Fixiermittel zuschreiben. Gewisse

---

1) v. Derschau, Der Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkern. Archiv f. Zellf. 1915, XIV, Heft 2.

2) Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. Sep.-Abdr. a. Flora 1917, N. F., X, Heft 1/2.

3) Die biologische Bedeutung der Nukleolen. Ber. d. D. bot. Ges. 1917, XXXV, Heft 3.

Osmiumsäure-Mischungen, auch Sublimat, wirken derartig quellend und verändernd, daß, abgesehen von Veränderungen des genuinen Eiweißkörpers, die dem Kern nächstliegenden natürlichen Strukturen völlig verschwinden und das Wabengerüst sich fest um den Kern legt. Dieser Umstand, verbunden mit der Verquellung der peripher am Kernrand liegenden basichromatischen Tröpfchen bieten dann das Bild einer idealen Kernmembran. Häufig verliert auch der Nucleolus seine Fortsätze, rundet sich ab wie eine Amöbe im Kontraktionszustand und liegt völlig isoliert im Kern (Haecker's „Sekretkörper"). Übrigens lehnt bereits Heuser[1]) eine Kernmembrán ab, indem er für die den Kern begrenzende Schicht des Zytoplasmas sich des „weit passenderen" Ausdrucks „Kernwandung" bedient. Außerdem hat neuerdings Åkerman[2]) darauf hingewiesen, daß außer in beschädigten Zellen, auch in solchen, die nach Flemming, Carnoy, Kaiser fixiert wurden, gewöhnlich eine deutliche Kernmembran künstlich hervorgerufen wurde. Dieser artifizielle Abschluß des Kerns läßt naturgemäß die faserigen Strukturen im übrigen Zytoplasmanetzwerk isoliert erscheinen. Derartige Einwirkungen auf die Zellstruktur gehen auch aus den Abbildungen Haberlandt's[3]) gelegentlich seiner Kontrolluntersuchung der Němecschen Fibrillen hervor. Fig. 4, 5, 6, 7 zeigen eine typische Kernmembran, der heller lichtbrechende Raum sowie die Kernfortsätze fehlen. Fixierung: Chromessigsäure, Pikrineisessigschwefelsäure. Dagegen zeigen Fig. 1, 8, 9, nach dem Leben gezeichnet, die Kernmembran nur angedeutet, auch in Fig. 9 ist der Raum um den Kern nur schwach markiert. Jedenfalls zeigen die nach fixierten Präparaten gezeichneten Figuren eine deutliche Isolierung des Kernes vom Zytoplasma. — Es ist daher auch zu verstehen, daß die Interpretation von Objekten, welche eine wesentliche Veränderung ihrer natürlichen Struktur erlitten, zu der Annahme individueller Zytoplasmagebilde führen mußte.

I.

Die fibrillären Plasmastrukturen in meristematischen Pflanzenzellen wurden seinerzeit durch Němec[4]) auf der Grundlage eines mit großer Sorgfalt studierten Materials bekannt. Als Reizvermittler mußten sie besonders vom physiologischen Gesichtspunkt Interesse erregen, jedoch ging schon aus des Autors eigenen Untersuchungen hervor, daß

1) Beobachtungen über Zellverteilung. Bot. Zentralbl. 1884, XVII, 1/5, pag. 6.
2) l. c. pag. 59.
3) l. c.
4) l. c.

sie eben nur in einer beschränkten Zone des Pflanzenkörpers nachzuweisen wareu, und in den älteren allmählich verschwanden. Immerhin ist anzunehmen, daß sie, wenn auch in beschränktem Umfange, die Fortleitung von Reizen fördern dürften [1]). Haberlandt [2]) konnte in ihnen keine speziell reizleitenden Strukturen erkennen und hält sie für strömendes Plasma, wie solches auch in Haarzellen vorkommt. Ich schließe mich völlig dieser Ansicht an. Dagegen ist Haberlandt geneigt, in ihnen mit de Vries Stofftransportbahnen anzunehmen, was ja auch Němec in Betracht gezogen hat. Gänzlich ablehnend verhielt sich Kienitz-Gerloff [3]), der behauptete, daß außer Němec niemand die Fibrillen gesehen habe, und er selbst habe Němec's klassisches Objekt, nämlich Allium-Wurzeln, daraufhin untersucht. Němec scheint später nicht mehr zu dieser Frage Stellung genommen zu haben.

Nachdem ich mich am lebenden Material im Wasser, wie durch Neutralrotfärbung von dem Vorhandensein der Fibrillen überzeugt hatte, bediente ich mich zum Fixieren des 70%igen Alkohols, der von Stauffacher und mir schon seit längerer Zeit bevorzugt wird und den Vorteil hat, das genuine Eiweiß unverändert zu fällen. Gefärbt wurde mit dem elektiven Gemisch von Ehrlich-Biondi. Stauffacher [4]) macht in seiner letzten Veröffentlichung darauf aufmerksam, daß durch unsere Fixiermittel die genuinen Eiweißkörper häufig denaturiert werden und dann Reaktionen aufweisen, die ihnen normalerweise nicht zukommen. Wenn wir nun nach der Alkoholfixierung mit der Ehrlich-Biondi'schen Lösung färben, so färbt sich das Nuklein (Chromatin), das die Prozesse des Wachstums und Stoffwechsels beherrscht, grün, während die plasmatische Grundsubstanz des Nucleolus, seine auf das Kerngerüst überströmende Masse, die sich ebenfalls auf das weitere Wabengerüst des Zelleibes ergießt bis zur Hautschicht rot tingiert.

Hinsichtlich des Verhaltens der Plasmafibrillen zum Kern sagt Němec, daß sie den Kern entweder vollständig allseits umgeben, oder in mehreren Ästen um ihn herum verlaufen. Sie könnten auch an einer Seite desselben vorbeigehen, dabei fände immer eine Berührung mit dem Kern statt. An den jüngeren Teilen der Wurzelspitze sei der Kern ausnahmslos mit den Fibrillen in innigem Kontakt. Auf

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie II, 1904, pag. 228.

2) l. c.

3) Bemerk. aus Dr. O. Braun's Aufsatz über die Plasmodesmen in den Pflanzen. Naturwiss. Wochenschr. 1908, N. F., VII, pag. 121—122.

4) Neue Beobachtungen über den Erreger der Maul- und Klauenseuche. 1918. Druck und Verlag des Polygraphischen Instituts. Zürich.

Schnitten von 3—5 μ Dicke zeigte sich folgendes: Die Kerne der langgestreckten Pleromzellen von Vicia faba ließen einen bis mehrere Fortsätze (Brücken) erkennen, auf denen die Kernsubstanz, sowohl Oxychromatin (nukleolare Grundsubstanz — Plasma) und Nuklein auf das den Kern umgebende Wabengerüst übertrat, und in Form fein „gekörnelter" Fäden, die sich stetig verjüngten, der Hautschicht zustrebte.

Das Nuklein war in feinen gelatinösen Tröpfchen auf der erythrophilen Grundsubstanz der Fibrillen verteilt. Von der Hautschicht an kommunizierten sie durch Plasmodesmen mit entsprechenden Fäden der Nachbarzelle. Auf ihrem Wege durch die Zelle schmiegten sie sich da, wo Vakuolen lagen, den Wänden derselben eng an, wie dies ja auch Němec beobachtete (Fig. 1). Bei Pisum waren die Verhältnisse ähnlich. Von den äußeren Kernfortsätzen gelangten die Fibrillen in das Plasma und teilten sich öfter in mehrere feine Seitenfäden. Auch konnte, wie Němec fand, das Verlaufen eines Fadens quer über den Kern beobachtet werden. Jedoch war auch hier die Fibrille durch Fortsätze mit dem Kerne verbunden (Fig. 2 a, b.) Die Fortsätze, welche Kern und Nukleolus verbinden, waren hier sehr deutlich zu bemerken.

Němec sagt, daß die homogene Fibrillensubstanz da rot erscheine, wo die Nukleolarmasse sich ebenfalls rot färbe, die Scheide aber mit Gentianaviolett, violett oder blau, mit Smaragdgrün, grün. Analog ist die Tinktion mit Ehrlich-Biondi bei Alkoholfixierung. Die Fibrillen, die strömende plasmatische Grundsubstanz darstellen, können nicht anders als erythrophil erscheinen, vorausgesetzt natürlich, daß keine Entartung des Eiweißkörpers durch Fixage stattgefunden hat. Die Nukleintröpfchen dagegen färben sich, weil basophil, grün. Eine Ausnahme macht, wie bekannt, das Methylenblau, das, wie Stauffacher[1]) hervorhebt, bei Alkoholfixierung sich der plasmatischen Grundsubstanz gegenüber genau so verhält wie dem Nuklein gegenüber. Wenn Němec meint, daß die fibrillären Strukturen in ihrer Färbung von dem übrigen Plasma abweichen, so kann dies meiner Ansicht nach nur davon herrühren, daß durch die fein verteilten Nukleintröpfchen eine Mischfärbung der Fibrillen hervorgerufen wird. Eine spezifische Tinktion der Fibrillen halte ich aus den oben dargelegten Tatsachen für ausgeschlossen. Sie werden immer die Farbstoffreaktion der Kernbestandteile aufweisen. Deshalb muß ich auch die Annahme des Autors, die Fibrillen entständen als individuelle Gebilde in der Nähe des Vegetationspunktes, ablehnen. Den Grund zu dieser Annahme möchte ich in der Art der Fixierung suchen.

1) l. c. p. 8.

In dieser Vermutung wurde ich noch mehr bestärkt, daß die Fibrillen nach Němec ununterbrochen am Kern vorbeigehen, wobei manche sich seiner „Membran“ dicht anlegen könnten. Des weiteren bemerkt der Autor ausdrücklich[1]), daß die Fibrillenbündel nicht Fortsätze des Kernes selbst seien, sondern zytoplasmatische Gebilde die den Kern berühren, ohne mit ihm zusammenzufließen. Weniger günstig schien mir Zea Mays zur Untersuchung, doch traten auch hier die Fibrillen mittels der Kernfortsätze auf das Plasmanetz über, meist geradlinig der Hautschicht zustrebend (Fig. 3). Allium cepa bot allerdings das instruktivste Bild (Fig. 4). Gleichartige Strukturen konnte ich übrigens in den Zellen des Filaments von Lilium Martagon entdecken (Fig. 5). Ich überzeugte mich im Laufe dieser Untersuchungen mehr und mehr, daß weder morphologisch noch tinktionell, vielleicht auch physiologisch zwischen den Fibrillen und den von mir bereits früher auf ihren Kernursprung zurückgeführten „Chondriosomen“ ein Unterschied besteht. Gleich den „Chondriosomen“ halte ich diese Gebilde für Bahnen strömenden Plasmas im Interesse des Stoffaustausches.

Im experimentell-physiologischen Teil seiner Abhandlung führt Němec aus, daß konstant niedere Temperaturen eine Umwandlung der Fibrillenbündel bewirken, derart, daß eine homogene, wenig granulierte Substanz zu beobachten sei, die zumeist an der Stelle der ursprünglichen Bündel in Form großer, meist kugeliger Körper liege. Dieses kugelige Gebilde, „das sich zum Kerne bewegt“ bleibe in seiner Nähe liegen. Der Autor hat oft diese Körper in enger Berührung mit dem Kerne gesehen, und es schien ihm sogar, daß sie in denselben eindringen. Dieser physiologische Prozeß ist besonders für die Grundsubstanz, als den Träger der Reizempfänglichkeit, charakteristisch. Unter der Kältewirkung kontrahiert sich die nukleolare Grundmasse und die Fibrillen werden in der vom Autor beschriebenen typischen Form natürlich wieder auf den Kern resp. Nucleolus zurückgezogen. Ich habe bereits an anderer Stelle[2]) auf die Versuche von Hottes und Schrammen hingewiesen, wo durch Einwirkung höherer Temperaturen eine Ausdehnung der plasmatischon Grundsubstanz erzielt wurde[3]). Unter der Kälteeinwirkung vollzog sich dann der umgekehrte Effekt.

---

1) l. c. p. 98.

2) Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellf. 1914. Bd. XII, Heft 2.

3) Die Autoren faßten diesen Vorgang allerdings als eine Regeneration von individuellen Kinoplasmafasern auf.

Ähnliche Resultate erzielte Němec bei sauer gewordener Kulturflüssigkeit. Die Fibrillen verschwanden, kamen jedoch bei Zusatz frischen Wassers schon nach 24 Stunden wieder zur Entwicklung. Hier könnte es sich fragen, ob die alten Fibrillenbündel nur zurückgezogen wurden um später wieder zu erscheinen, oder ob sie degenerierten und später aus den Kern wieder ersetzt wurden. Wundreiz ruft wie Kältewirkung nach Němec zunächst Kontraktion hervor, doch konnte ich bei dem aus ihrem Verbande isolierten Zellen von Eichhornia crassipes beobachten[1]), daß bald wieder ein Abströmen von Kernsubstanz (Oxy- und Basichromatin) nach den Wundstellen hin, stattfindet, wodurch es schließlich zur Ausfüllung der Lücken kommt.

Wir können diese Betrachtungen damit schließen, daß der lokale Befund die Existenz der Němecschen Fibrillen bestätigt hat. Ein Anhaltspunkt dafür, daß sie individuelle Plasmagebilde im alten Sinne seien, hat sich nicht ergeben. Es konnte im Gegenteil ein organischer Zusammenhang derselben mit dem Kern in ihren frühesten Anfängen beobachtet werden. Die Fibrillen bestehen aus plasmatischer Grundsubstanz und führen Nuklein, das, wie es scheint, für die Fibrillenscheide verwendet werden dürfte. Physiologisch verhalten sie sich Reizen gegenüber wie die plasmatische Substanz des Nucleolus. Morphologisch und tinktionell unterscheiden sie sich in keiner Weise von den „Chondriosomen". Als Transportwege zu Ernährungszwecken scheinen sie vorwiegend in Betracht zu kommen. Auch in jungen, einkernigen Pollenzellen der Tetraden von Lilium Mertago nehmen ähnliche Strukturen von derselben stofflichen Zusammensetzung ihren Ausgang vom Kern. Sie setzten sich bis zur Hautschicht fort, wo eine Ablagerung von Nuklein zum Ausbau der Zellmembran stattfand. Deshalb braucht ja eine reizvermittelnde Funktion nebenbei nicht ausgeschlossen zu sein.

II.

Die bei der Untersuchung der Fibrillen gewonnenen Resultate legten es mir nahe, auch den von Lidforss und Åkerman[3]) beschriebenen Plasmastrukturen meine Aufmerksamkeit zuzuwenden, denn es war anzunehmen, daß auch diese Gebilde ähnliche Beziehungen zu dem Kern aufweisen würden. Lidforss beobachtete kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Kern und Chloroplasten sowohl, wie auch

1) Der Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkern. Archiv f. Zellf. 1915, Bd. XIV, Heft 2.

2) l. c.

3) l c.

zwischen den Chloroplasten untereinander. Für Lidforss kamen zwei Möglichkeiten in Betracht, entweder stellten die Fäden Membranausläufer dar oder direkte Kernfortsätze. Die erstere Eventualität dürfte für uns aus Gründen, die ich bereits in früheren Abhandlungen ausführlich dargelegt habe[1]), als ausgeschlossen gelten. Gleichzeitig mit Lidforss konnte ich feststellen, daß Kern, Chloroplasten, Pyrenoid bei den Chlorophyceen durch feine Verbindungsfäden miteinander kommunizieren[2]), und diese Fäden Ausläufer direkter Kernfortsätze sind[3]). Damit fällt für uns auch der Begriff besonderer „Kinoplasmastrukturen" fort.

Å. Åkerman hat die Lidforssschen Angaben einer nochmaligen Untersuchung unterzogen und am lebenden wie fixierten Material nachzuweisen versucht, daß die von Lidforss beschriebenen Strukturen weder Kernfortsätze seien, noch der Membran des Kernes angehörten, auch daß sie nicht kinoplasmatischer Natur in einem anders organisierten Plasma (Trophoplasma) wären.

Der Autor ist der Ansicht, daß hier vakuolendurchsetzende Zytoplasmafäden vorliegen, die unter Umständen band- oder faltenförmig in die Vakuolen eindringen, und stellte sie den gewöhnlichen Plasmafäden an die Seite, wie sie Zellen mit zirkulierendem Plasma zukommen. Die erythrophile Hülle des Zellkerns, von der nach Lidforss diese Fäden ausstrahlen, habe sich nur als eine Anhäufung von Zytoplasma um den Zellkern erwiesen.

Ich bediente mich bei dem Studium dieser Verhältnisse zum Teil der von Åkerman untersuchten Pflanzen und beobachtete sie im lebenden wie fixierten Zustande. Die Fixierung wurde auch hier aus bekannten Gründen mit 70—80 %igem Alkohol vollzogen. Wenn Å. Åkerman annimmt, daß der Alkohol ebenfalls eine künstliche Kernmembran hervorrufe, so muß ich ihm entgegenhalten, daß Stauffacher und ich seit langem den 70—80 %igen für tierische und pflanzliche Objekte anwenden, ohne auf besagten Mißstand zu stoßen.

Die Epidermen der Laubblätter aller von mir untersuchten Pflanzen ließen schon in lebendem Zustande ähnliche Beziehungen zwischen Kern und Plasmafäden erkennen, wie wir sie für die Fibrillen beschrieben

---

1) Über Kernbrücken und Kernsubstanz in pflanzlichen Zellen. Archiv f. Zellf. 1912, Bd. VII. — Zum Chromatindualismus der Pflanzenzelle. Archiv f. Zellf. 1914, Bd. XII, Heft 2. — Der Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkerne. Archiv f. Zellf. 1915, Bd. XXV, Heft 2. —

2) Beziehungen zwischen Zellkern und Pyreoniden bei den Chlorophyceen. Ber. d. D. bot. Ges. 1909, Bd. XXVII, 3. — Der Austritt ungelöster Substanz aus dem Zellkern. Archiv f. Zellf. 1915, Bd. XIV, Heft 2.

haben. Vom Kern streben pseudopodienartige Fortsätze aus, die den vakuoligen Hof durchsetzen und in feine Zytoplasmafäden sich ausspinnen. Sie durchqueren, wie Åkerman angibt, die Vakuolen und setzen an die gegenüberliegende Plasmaschicht an. Die Fig. 6a, b, c wurden der Blattepidermis von Iris germanica entnommen. Zunächst wurde in einem kalten Raum beobachtet. Der Kernfortsatz ragt mit seiner knopfartigen Verdickung (Nuklein) in die Vakuole hinein (a). Die Beobachtung wurde gleich darauf im warmen Zimmer fortgesetzt, wo sich etwa nach einer Minute der Fortsatz zu einem zarten Plasmafaden ausspann und, die Vakuole durchquerend, an die wandständige Plasmaschicht ansetzte (b). In c haben wir ein fixiertes, mit Ehrlich-Biondi gefärbtes Präparat. Es zeigt den Kern in der Ausspinnung feiner Plasmafäden begriffen. In Fig. 7 zeigen Kern und Nucleolus Fortsätze. Fäden und Fortsätze haben die Tinktion der nukleolaren Grundsubstanz, sind also strömendes Plasma, die feine Granula, Nuklein (eigentliches Chromatin). Bei Tradescantia virginica (Fig. 8) waren schon in lebendem Zustande recht gut die fein granulierten Fäden, wie sie die Vakuolen durchsetzen, zu sehen. Die basichromatischen Endtröpfchen der Fortsätze verschwinden mehr und mehr bei der Ausbildung der Fäden und ihre Substanz dürfte zur Ausbildung des Fadens verwendet werden. Teilung der Fäden beobachtete ich bei Tulipa Gesneriana, sie wird aber auch in allen anderen Fällen vorkommen (Fig. 9). Bei Lilium candidum kann man bei Anwendung der Immersion die Kernfortsätze nicht nur im Profil, sondern auch im Halbprofil und in vertikaler Ansicht beobachten. In letzterem Falle sieht man einen grüngefärbten Punkt, der von einer helleren Zone umgeben ist (Fig. 10). Vergleichen wir diese feinen Strukturen mit den Fadenbildungen Miehé's[1]), die wir in gewissem Sinne als „Aufhängefäden des Kernes" betrachten können, so ergibt sich, daß die Fibrillen sowohl wie die fadenförmigen Plasmastrukturen Åkerman's ihren Ursprung vom Kerne mittels deren Fortsätze nehmen. Sie sind auch hier strömendes Plasma, das letztenorts dem Kernkörperchen entstammt. Die Granulierung rührt auch hier vom Nuklein her. Die „Scheiden", welche Němec bei seinen Fibrillen beobachtete, sind wohl hauptsächlich ein Produkt des Nukleins, da ihre Farbstoffreaktion mit der des letzteren übereinstimmt. Die Fibrillen sowohl wie die fadenförmigen Bildungen Åkerman's sind nicht individuell zytoplasmatisch in hergebrachtem Sinne, infolgedessen der Be-

1) Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Bot. Zentralbl. 1891, LXXVIII.

griff eines „Kinoplasma" nicht mehr aufrecht erhalten werden kann. Wenn der Autor noch die Möglichkeit einer Niederschlagsmembran zwischen Kern und dem umgebenden Wabengerüst zum Zwecke der Diosmose in Betracht zieht, so kann ich das Bedürfnis hierfür nicht recht einsehen, da der Stoffaustausch des Kernes mit dem umgebenden Zelleibe durch die Kernfortsätze viel unmittelbarer sich vollziehen dürfte, ganz abgesehen davon, daß die Anwesenheit so zarter Häute optisch nicht mehr wahrnehmbar ist.

III.

Die Ausführungen der beiden ersten Abschnitte haben gezeigt, daß der „ruhende Kern" keinen abgerundeten Körper in der pflanzlichen Zelle darstellt, sondern morphologisch das Bild eines amöbenartigen Zustandes mit pseudopodienartigen Fortsätzen aufweist. Es darf deshalb nicht merkwürdig erscheinen, diesen Strukturen auch in anderen Phasen pflanzlichen Zellenlebens zu begegnen. Schürhoff[1]) erwähnt, daß nach Denke der Kern vor Beginn der Spindelbildung in die Nähe der Zellwand rücke und in der neben ihm liegenden Plasmapartie die „Kinoplasmafasern" auftreten. Dieses zeitliche Zusammentreffen beider Vorgänge deutet ohne Zweifel auf engere Beziehungen zwischen Kern-körperchen und Spindelfasern hin. Fig. 11 zeigt einen Kern nach der ersten Teilung aus dem Embryosack von Fritillaria imperialis. Der Nucleolus entsendet mittels seiner Fortsätze Fäden, die aus plasmatischer Grundsubstanz desselben und Nuklein bestehen. Auch Schürhoff[2]) erwähnt diese Fortsätze bei Arum maculatum, wie ich bereits früher bemerkt hatte. Die Fäden passieren den Kern und treten in das Gerüstwerk der äußeren Zelle über. Es sind dies die Anfänge des späteren „kinoplasmatischen Filzes", der nach und nach immer stärker zur Entwicklung kommt. Die Farbstoffreaktion zeigt deutlich, daß der Nucleolus an der Bildung der Spindelfasern beteiligt ist, wie Strasburger seinerzeit für die höheren Pflanzen bereits vermutet hat[3]). Auch hier haben wir es wieder wie in den früheren Fällen mit strömender nukleolarer Grundsubstanz zu tun, die Nukleinpartikelchen mit sich fortreißt. Der ganze „Kinoplasmafilz" ist nuklearer resp. nukleolarer Abkunft. Ich kann mich deshalb Schürhoffs Ansicht nicht anschließen,

---

1) Die Beziehungen des Kernkörperchens zu den Chromosomen und Spindelfasern. Abdr. a. Flora 1917, N. F. X, Heft 1/2.

2) l. c. pag. 64.

3) Vergl. Koernike. Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. D. bot. Ges. 1913.

wenn er es für ausgeschlossen hält, daß das Kernkörperchen zur Spindelbildung verwendet würde. Die Beteiligung der Kernsubstanz an der letzteren und der Membrananlage geht aus Fig. 12 hervor. Die Tochterkernbildung im Embryosackwandbelag von Fritillaria imperialis ist vollzogen. Die Spindelfasern setzen sich aus den Kernfortsätzen weiter fort, auf denen sich die erythrophile Plasmasubstanz nebst Nuklein nach der Zellplatte fortbewegt [1]). Die Kernfortsätze nehmen dabei ihren Ursprung zwischen den Chromosomenschleifen und erscheinen bald rot, bald mischfarben, je nachdem Nuklein passiert. Die Nukleolen sind fast völlig verschwunden, da deren Substanz auf die Chromosomen übergegangen ist. Die Figuren 13 a—b geben bei starker Vergrößerung Nukleolen in ihrer Auflösung wieder, sie sind zu Fortsätzen ausgezogen, die in die Chromosomen schließlich übergehen. Man kann sagen, die Chromosomen sind differenzierte Nukleolen, oder auch differenzierte Teile derselben.

Pollenmutterzellkerne in der Diakinese lassen häufig Nukleolarreste erkennen, wobei deren Bestandteile durch die „Brücken" nach den Chromosomen abfließen (Fig. 14—15). Der Vorgang der Kernverschmelzungen in den Tapetenzellen wird eingeleitet durch dieselben Fortsätze, welche von beiden Kernen hinübergreifen. Die Fig. 16—18 stellen den Beginn der Vereinigung durch die Kernpseudopodien dar. Am Ende der Fortsätze ist stets ein starkes Basichromatinkorn zu beobachten. Junge Pollenzellen aus den Tetraden von Lilium Martagon bieten ein vortreffliches Objekt für den Vorgang bei der Membranbildung (Fig. 19—20). Die Kernfortsätze dehnen sich bis zur Hautschicht aus, wo das Nuklein Verwendung zum Aufbau der Zellwand findet. Einen ähnlichen Vorgang beschreibt Welsford [2]) bei der Membranbildung der generativen Zelle des jungen Pollenkernes. Er sagt: „Granules are also sometimes found lying in a row, midway between the wall of the generative cell and its nucleus. They are extruded from the nucleus." Besonders charakteristisch für die Beteiligung des Nukleins bei der Bildung der generativen Zellmembran ist daselbst die Fig. 7, wo auf Bahnen nukleolarer Grundsubstanz das Nuklein an die Membran geschafft wird. Ebendaselbst deutet ein zentrifugal zugespitzter Nucleolus unzweideutig auf dessen Stoffabgabe hin.

---

1) Siehe auch v. Derschau, Wanderung nukleolarer Substanz während der Karyokinese. Ber. d. D. bot. Ges. 1904, XXX, Heft 8.

2) The Genesis of the male Nuclei in Lilium. Sep.-Abdr. a. Ann. of Bot. 1914, Vol. XXVIII, Nr. CX.

E. Windel[1]) teilt mit, daß der Wachstumsperiode der Haare gewisse Ortsbewegungen des Kernes entsprechen. Bei Kulturen in feuchtem Sande rücken die Kerne aus der Basis häufig den Spitzen zu. Wenn bei lokalem Flächenwachstum der Membran seitliche Ausstülpungen gebildet werden, ist der Zellkern stets in unmittelbarer Nähe desselben zu finden. (Von mir gesperrt.)

Hier hätte der Autor höchstwahrscheinlich substantielle Teilnahme des Kernes, außer „dynamischer", feststellen können. Auch die von ihm öfter beobachtete sehr ausgesprochene Lage des Kernes in den Wurzelhaaren von Azolla caroliniana legt diese Vermutung sehr nahe. Es scheint aber, als wenn die „Kernmembran" den Autor daran gehindert hätte. Die Bedeutung des aus Nucleolus und Kern strömenden Chromatins (Nuklein) für die vegetativen Vorgänge in der Zelle, wird durch die Beobachtungen Schürhoff's[2]) noch weiter gestützt. Die Mengen von Nuklein in den Tapetenzellkernen, bei den Kernverschmelzungen der Heterodera-Gallen, der nukleinreiche triploide primäre Endospermkern stellen nach dem Autor ohne Zweifel die Grundlage erhöhter Nährstoffbereitung dar.

Was nun die Entstehung der Phragmoplasten anlangt, so glaube ich nach unseren bisherigen Darlegungen annehmen zu dürfen, daß deren Substanz wohl auch auf den Kern zurückzuführen ist. Ich befinde mich hier im Gegensatz zu Schürhoff[3]), der die Phragmoplasten für zytoplasmatische Bildungen hält. Doch gebe ich dem Autor darin Recht, wenn er in den Resten derselben keine Meves'schen[4]) „Mitochondrien" erblicken kann.

Auerbach (Hessen), im April 1919.

---

1) Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes in wachsenden Haaren. (Inaugural-Diss. 1916.) Beitr. allg. Bot. I, 1.

2) Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von Asparagus officinalis. Flora 1916, Bd. 109.

3) Über regelmäßiges Vorkommen zweikerniger Zellen an den Griffelkanälen von Sambucus. Sonderabdr. a. d. biol. Zentralbl. 1916, XXXVI, 10.

4) Über das Vorkommen von Mitochondrien bzw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. D. bot. Ges. 1904, XXII, 5.

Figurenerklärung auf Tafel VIII u. IX.

Fig. 1. Vicia faba. Fibrillen von Kernfortsätzen ausgehend. Die Einzeichnung des zytoplasmatischen Gerüstwerkes ist im Interesse der Strukturen unterblieben.

Fig. 2a—b. Pisum sativum. Zwei Pleromzellen. In a eine quer über den Kern verlaufende, aber mit dem Kern durch Fortsatz verbundene Fibrille. In b sich teilende Fibrillen. Die Fibrillen schmiegen sich den Vakuolenwänden an.

Fig. 3. Zea Mays. Kernfortsatz und Fibrille der Hautschicht zustrebend.

Fig. 4. Allium cepa. Fibrille mit zwei Kernfortsätzen verbunden.

Fig. 5. Lilium Martagon. Filamentzelle, denselben Prozeß zeigend.

Fig. 6. Iris germanica, Blattepidermiszellen. a Vom Kernfortsatz sich ausspinnender Plasmafaden. b Derselbe hat die Vakuole nach etwa 1 Minute durchquert. a u. b sind in vivo beobachtet. c Eine Blattepidermiszelle in fixiertem Zustande.

Fig. 7. Anemone nemorosa. Kernfortsätze und nukleolare Fortsätze bei stärkerer Vergrößerung. Blattepidermis.

Fig. 8. Tradescantia virginica, Blattepidermiszelle in viro. Die vom Kern austretenden Fäden durchsetzen die Vakuolen.

Fig. 9. Tulipa Gesneriana. Zwei Blattepidermiszellen. a) in lebendem, b) in fixiertem Zustande.

Fig. 10. Lilium candidum. Kern einer Epidermiszelle, stark vergrößert. Die Kernfortsätze in verschiedener Richtung auf dem Kerne verteilt.

Fig. 11. Fritillaria imperialis. Kern nach der ersten Teilung (Embryosack). Aus den Fortsätzen des Kernkörperchens strömt plasmatische Grundsubstanz und Nuklein auf Kern und Zytoplasmanetzwerk über, die Anfänge der Spindelfasern.

Fig. 12. Fritillaria imperialis. Embryosackwandbelag. Tochterkernbildung. Die Spindelfasern entwickeln sich aus den Kernfortsätzen und beteiligen sich mit der plasmatischen Grundsubstanz und dem Nuklein an der Ausbildung der Zellplatte.

Fig. 13a—b. Fritillaria imperialis. Nukleolenreste aus Wandbelegkernen.

Fig. 14. Lilium Martagon. Pollenmutterzellkern in Diakinese. Die Nukleolenreste geben ihre Substanz (Oxy- und Basichromatin) an die Chromosomen mittels pseudopodialer Fortsätze ab. Starke Vergrößerung.

Fig. 15. Lilium Martagon. Abgabe nukleolarer Substanz an die Chromosomen. Der Nucleolus noch nicht zerfallen.

Fig. 16—18. Tapetenzellkerne von Lilium Martagon. Einleitung der Verschmelzung. (Ehrlich-Biondi).

Fig. 19—20. Lilium Martagon. Einkernige Pollenzellen. Pseudopodiale Kernfortsätze fördern auf den oxychromatischen Fäden Nuklein nach der Hautschicht zum Ausbau der Zellmembran.

Beiträge zur Organographie der Orchideenblüte.

Von **Max Hirmer.**

(Mit Tafel X—XII und 225 Figuren im Text.)

Die Beziehungen, welche in der Blüte der monandrischen Orchideen bestehen zwischen der Anthere und dem Rostellum, der im Dienst der Pollenübertragung stehenden, nicht mehr belegungsfähigen Narbe des medianen Fruchtblattes, sind durch die Untersuchungen Darwin's bekannt geworden. Darwin zeigte, wie sich einesteils an dem Rostellum, andererseits an den Pollinien der Anthere Einrichtungen feststellen lassen, die der Pollenübertragung von einer Blüte in die andere dienen, und daß eben diese Einrichtungen immer sinnreicher und zweckmäßiger sich gestalten, je mehr unsere Betrachtung fortschreitet von den niedrigeren zu den höher entwickelten Gruppen, in welche die Systeme von Bentham und Hoocker und Lindley die Orchideen gliedern.

Darwin hat indes die Frage nach dem organographischen Zusammenhang der Einrichtungen und Beziehungen zwischen Rostellum und Anthere offen gelassen. Diese Frage zu lösen, soll Aufgabe der folgenden Untersuchungen sein.

Es ist dabei für die Lösung der Frage gleichgültig, ob wir uns auch heute, nahezu ein halbes Jahrhundert nach Erscheinen der Arbeit Darwin's, noch auf den Boden der Darwin'schen Hypothese stellen und in allen den vielen zu schildernden Einrichtungen allein Anpassungen ganz im Sinne Darwin's erkennen, oder ob wir darin nur den Ausfluß eines im Organismus liegenden Gestaltungsvermögens sehen, das zwar zweckmäßige Einrichtungen schaffen kann, aber nicht allein schaffen muß.

Darwin selbst hat in seinen überaus feinen Untersuchungen zu zeigen versucht, wie alle Einrichtungen, die er an den untersuchten Organen fand, im Sinne einer zweckmäßigen Anpassung zu deuten sind, freilich in Untersuchungen, die in Gewächshäusern Englands und nicht in der Heimat der betreffenden Orchideen und in der Heimat der sie besuchenden Tiere ausgeführt wurden.

Nun wird niemand den Wert der gefundenen Ergebnisse leugnen, niemand wird annehmen, daß die Pollenübertragung bei einer Cattleya oder einem Catasetum oder einer Vanda anders vor sich geht, als Darwin sie so überzeugend geschildert hat. Nur ob alle diese sogenannten zweckmäßigen Anpassungen eben wirklich Anpassungen in des Wortes reinster Bedeutung sind, und nicht nur Einrichtungen, die in einer an Variationen so überaus reichen Familie, wie der der Orchideen, zustande gekommen sind, ohne einem absoluten Bedürfnis zu entsprechen, das ist trotz Darwin noch die unbeantwortete Frage. Wenn wir in den Berichten über an Ort und Stelle untersuchte Orchideen lesen, daß von z. B. 9000 Blüten eines Dendrobiumstockes nur neun im ganzen Kapseln ansetzen [1]), wenn wir an die überaus reiche vegetative Fortpflanzung aller Orchideen denken, taucht immer mehr und immer berechtigter die Frage auf, ob das, was ehedem enthusiastisch als Anpassung bezeichnet wurde, wirklich absolute Anpassung ist. Es wird deshalb in der Heimat der Orchideen zu prüfen sein, inwieweit Einrichtungen, die im Sinne Darwin's als besonders zweckmäßig zu bezeichnen sind, parallel gehen mit einem besonders reichen Fruchtansatz und mit dem Überwiegen der amphimiktischen Fortpflanzung im Gegensatz zur vegetativen. Die vorliegende Arbeit kann nur die morphologische Basis sein, von der ausgehend die größere biologische Frage einmal zu lösen sein wird.

Ehe nun im folgenden auf die Schilderung der morphologischen Verhältnisse der Orchideenblüte eingegangen wird, mag es am Platze sein, die hierbei verwendeten Fachausdrücke zu erläutern.

Man bezeichnet als Rostellum die nicht mehr belegungsfähige Narbe des medianen Fruchtblattes. Die beiden übrigen belegungsfähigen Narben bilden an ihrer morphologischen Oberseite ein Gewebe aus, dessen Zellen in den Membranen verschleimend eine stark klebrige Schicht [2]) darstellen, an welche sich Pollen anheftet und zum Wachstum angeregt wird. Die gleiche Ausbildung zeigt das Rostellum in seinem basalen Teile, der mit den zwei Narben zusammen die Narbenhöhle und in deren Fortsetzung den Narbenkanal, der bis zum Fruchtknoten

1) Siehe Kränzlin, Fr., in: Das Pflanzenreich von Engler. Orchidaceae, Monandrae, Dendrobiinae.

2) In den Abbildungen durch Schraffierung angedeutet.

zieht, bildet. Dagegen hat der obere Teil des Rostellums, entsprechend der Rückbildung der ursprünglichen Funktion, eine Umbildung der sonst verschleimenden Gewebsschichten erfahren, derart, daß eben diese Schichten nun entweder in ganzer Ausdehnung oder nur zum Teil aus Zellen aufgebaut sind, die Klebstoff liefern. Dabei kommt es entweder zur Bildung eines lockeren flockigen Gefüges von Klebstoffmassen, oder die betreffende Partie behält unter sich ihren festen Zusammenhang und wird als Ganzes abgelöst, da vorzüglich klebrig, wo sie vor Ablösung in Verbindung mit dem Parenchym des Rostellums sich befand.

Auf der anderen Seite des Rostellums, seiner morphologischen Unterseite, d. i. der der Anthere zugewandten Seite, bleibt entweder die Epidermis in ihrer gewöhnlichen Ausbildung erhalten, das ist der Fall bei den Formen, bei welchen die Rostellklebmasse nicht als Ganzes zusammenhängend sich ablöst; oder die Epidermis ist an einzelnen Partien mehr oder minder ausgezeichnet durch charakteristische Veränderungen, Verschleimung und Verdickung der Membranen, das ist der Fall da, wo die Rostellklebmasse sich als Ganzes ablöst. Dabei erstreckt sich entweder die Rostellklebmasse ganz bis zur Epidermis der Antherenseite des Rostellums und wird mit ihr ganz verbunden abgelöst, oder zwischen Klebmasse und Epidermis ist eine Schicht rein parenchymatischer Zellen eingefügt, und die modifizierte Partie der Epidermis deckt sich hinsichtlich ihrer Ausdehnung nicht mit der der Klebmasse. Das letztere ist der Fall bei den mit einem Stipes versehenen Formen. Dabei scheint der Begriff des Stipes bei verschiedenen Autoren ein verschiedener zu sein. Die einen fassen als Stipes auf Klebmasse und Epidermisplatte in ihrer Gesamtheit, die anderen verstehen unter Stipes nur die Epidermisplatte und sprechen daneben noch von einer mit dem Stipes verbundenen Klebmasse. Im folgenden soll der Ausdruck „Stipes“ im ersteren Sinne gebraucht und die Teilstücke als Stipesplatte und Klebmasse bezeichnet werden.

In allen den Fällen, wo sich die Klebmasse als Ganzes ablöst, sind an der mit ihr verbundenen Epidermis die Pollinien der Anthere mittels eines aus dem Tapetengewebe der Anthere entstehenden Klebstoffes angeheftet. Man spricht dann von einem Pollinarium.

Bei der Pollenbildung ist zu unterscheiden zwischen den Formen, bei welchen die Pollenkörner in den einzelnen Pollenfächern ohne Verbindung miteinander liegen, wie bei den diandrischen Cypripedilinen und zwischen Formen, bei welchen die Pollentetraden jedes Pollenfaches dauernd in mehr oder minder innigem Verband miteinander

verbleiben. Dabei kann die Vereinigung eine so innige sein, daß sämtliche Tetraden eine einheitliche Masse darstellen, das ist der Fall bei den von Schlechter als Kerosphaereae zusammengefaßten Formen, oder die einzelnen Tetraden sind in nur lockerem Gefüge miteinander vereinigt, wie bei den meisten der als Polychondreae bezeichneten Gruppen. Daneben findet sich eine dritte Art der Vereinigung der Pollenmassen je eines Pollenfaches, indem eine größere Anzahl von Pollentetraden zu Paketen, den sogenannten Massulae, vereinigt werden; dabei muß die Frage offen bleiben, ob alle in einer Massula enthaltenen Pollentetraden aus einer einzigen Pollenurmutterzelle hervorgehen. Eine derartige Vereinigung der Pollentetraden findet sich bei den basitonen Ophrydinen, und wird dort von Pfitzer auch als Massulabildung bezeichnet, während er in der Gruppe der Physurinen, wo sich der Vorgang wiederholt, aus nicht absehbaren Gründen einen neuen Ausdruck einführt und von sektilen Pollinien spricht. Im übrigen sind auch die einzelnen Massulae eines jeden Pollenfaches unter sich durch Klebstoff zu einem lockeren Gefüge vereinigt.

Bei den als Kerosphaereae zusammengefaßten Gruppen kommt es nun bei der Ausbildung der Pollinien in vielen Fällen innerhalb der sporogenen Gewebemasse eines Pollenfaches zu einer Trennung in ein oder zwei Hauptmassen, den Pollinien im eigentlichen Sinn, und einem schmalen Streifen sporogenen Gewebes. Diese durch besondere Klebrigkeit ausgezeichnete Partie. welche, wie zu zeigen sein wird, in den verschiedenen Gruppen verschiedenen Teilen des Gesamtpolliniums entspricht, wird Caudicula genannt; sie findet sich nur bei Formen, bei welchen die Rostellklebmasse sich nicht als Ganzes ablöst. Wenn der Ausdruck in der Literatur in einem weiteren Sinne gebraucht wird, so ist das höchst unzweckmäßig und hat seinen Grund in der ungenügenden Kenntnis der betreffenden Autoren von den histologischen Verhältnissen in der Anthere.

Da, wo es zur Ausbildung eines Stipes kommt und die Pollinien der Stipesplatte angefügt sind, bei der sogenannten angeborenen Pollinienanheftung, geschieht das, indem ein Teil der die Pollinien umhüllenden Tapete an Ausdehnung gewinnt und dieser Teil sich bei Öffnung der Anthere zu einer klebrigen Masse umbildet. welche die Pollinien an die Stipesplatte anheftet. Derselbe Anheftungsmodus findet sich bei den Ophrydinen.

Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit des Klebstoffes, der bei den Orchideen gebildet wird, einesteils von der Anthere sowohl zum Zusammenhalt der einzelnen Pollentetraden unter sich, als zum Zweck

der Anheftung der Pollinien an die Rostellklebmasse, andererseits vom Rostellum zum Zweck der Anheftung der Pollinien und Pollinarien an in die Blüte eindringende Tiere sind Untersuchungen nicht ausgeführt worden. Es ist, das sei vorweggenommen, überaus wahrscheinlich, daß sämtlicher Klebstoff, der sich bei den Pollinien findet, geliefert wird von der die Pollinien umkleidenden Tapete, insbesondere von einzelnen oft gewaltig vergrößerten Tapetenpartien. Inwieweit es sich dabei um im chemischen Sinne verschiedene oder einheitliche Klebstoffe handelt, muß anderen Untersuchern zur Entscheidung überlassen bleiben. Es steht sicher fest, daß es sich bei der Bildung der Rostellklebmasse um chemisch verschiedene Vorgänge handelt. Das geht ohne weiteres hervor aus der verschiedenen Struktur und Ausbildung der die Klebmasse liefernden Zellen. Doch wurden genauere Untersuchungen auch hierüber nicht ausgeführt.

Spezieller Teil.

Wenn im folgenden versucht wird, die Ausbildung von Rostellum und Anthere bei den monandrischen Orchideen organographisch zu verfolgen, so ergibt sich zunächst die Notwendigkeit, diejenigen Charaktere festzustellen, die als im phylogenetischen Sinne ursprünglich angesehen werden müssen, um von einer morphologisch sicheren Basis aus fortzuschreiten zu der Betrachtung der mehr und mehr abgeleiteten Formen.

Eine Handhabe hierzu bieten die diandrischen Orchideen, von welchen im allgemeinen angenommen wird, daß es sich um Formen handelt, die der Ausgangsform der Orchideenblüte noch verhältnismäßig nahe stehen.

Die Rostellbildung betreffend, so ist sie noch nicht vorhanden, bei den

Apostasiinae.

Hier kommt es noch zur Ausbildung von drei einander völlig gleichen Narben. Eingeleitet wird die Umbildung bei den

Cypripedilinae.

Auch hier sind noch alle drei Narben belegungsfähig und auf ihrer gesamten Oberfläche ist das Schleimgewebe ausgebildet, nur daß die mediane Narbe gegenüber den beiden lateralen mächtig an Ausdehnung gewonnen hat (Fig. 1).

Damit ist der erste Schritt in der Richtung einer Sonderstellung der medianen Narbe getan. Der zweite ist der, daß neben der morphologischen Umbildung einhergeht die physiologische, indem die zum Rostellum umgebildete Narbe nicht mehr die Funktion der Pollenempfängnis beibehält, sondern wenigstens in ihrem apikalen Teile durch Ausbildung der Rostellklebmasse der Pollenübertragung in der oben angedeuteten Art dient.

Hinsichtlich der Ausbildung der Anthere und der Pollinien unterliegt es wohl sicher keiner Frage, daß trotz ihrer mannigfachen Umbildung in Richtungen, die einesteils auf Zerteilung des sporogenen Gewebes in mehr als vier, andererteils auf Zusammenfassung zu nur zwei einheitlichen Pollenmassen hinzielen, Ausgangspunkt der Entwicklung eine Anthere mit der typischen Vierzahl der Pollenfächer ist. Das geht ohne weiteres hervor aus dem Vergleich mit der überwiegenden Mehrzahl der Angiospermen überhaupt und im besonderen aus dem Vergleich mit den diandrischen Orchideen, die gleichfalls eine normale vierfächerige Anthere besitzen.

Aus dem Vergleich mit diesen Formen ergibt sich auch, daß die Zusammenfassung der Pollentetraden eines Pollenfaches in eine mehr oder minder festgefügte einheitliche Masse, den wachs- und hornartigen Pollinien der Kerosphaeraee, als nicht ursprünglicher Charakter anzusehen ist. Es finden sich noch bei den Cypripedilinen die fertigen Pollenkörner innerhalb eines Pollenfaches vollständig getrennt vor, ganz so wie das bei den Antheren der Angiospermen im allgemeinen der Fall ist. Es liegt nahe, in der Pollenvereinigung der Polychondreae und in der Massulabildung der Ophrydinen und Physurinen Übergänge zwischen den beiden Fällen zu sehen.

Vanillinae.

Vanilla planifolia[1]). Die Gattung Vanilla ist hinsichtlich der Ausbildung des Gynostemiums ausgezeichnet durch eine Anzahl ursprünglich erscheinender Charaktere, so daß mit ihr die spezielle Betrachtung einzuleiten zweckmäßig erscheint. Was die Ausbildung des Rostellums betrifft, so ergibt sich ohne weiteres noch die nahe Beziehung zu den diandrischen Formen. Fig. 2a zeigt das Gynostemium aus einer Knospe freipräpariert und von vorne. Die Anthere ist, wie sich das aus dem Längschnitt durch das Gynostemium einer etwas jüngeren

1) Die zu den Artnamen gehörigen Autorenzitate finden sich neben den Bezeichnungen der Figuren. Arten, von denen Figuren nicht mitgegeben sind, erhalten das Autorzitat in der Fußnote der betreffenden Textseite angegeben.

Knospe (Fig. 2) ergibt, annähernd im Winkel von 45° über das Rostellum geneigt; dieses hat ähnlich, wie bereits bei den Cypripedilinen (Fig. 1) eine mächtige Verbreiterung gegenüber den beiden lateralen Narben erfahren. Dabei kommt es, indem sich das Rostellum dachförmig über die beiden Narben klappt, zur Bildung der Narbenhöhle, desjenigen Teiles des Gynostemiums, in welchem die Pollenmassen aufgenommen

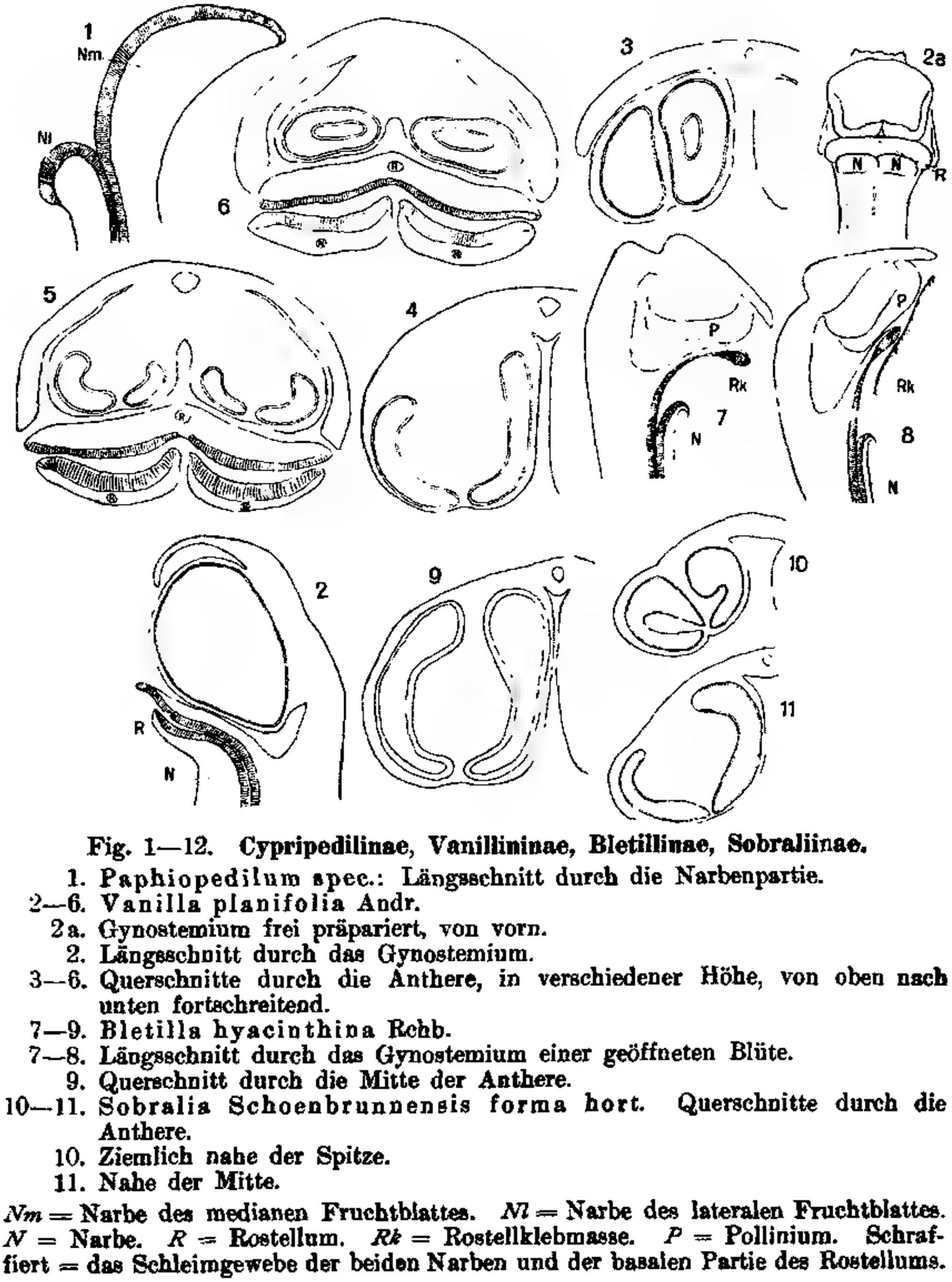


Fig. 1—12. Cypripedilinae, Vanillininae, Bletillinae, Sobraliinae.

1. Paphiopedilum spec.: Längsschnitt durch die Narbenpartie.
2—6. Vanilla planifolia Andr.
2a. Gynostemium frei präpariert, von vorn.
2. Längsschnitt durch das Gynostemium.
3—6. Querschnitte durch die Anthere, in verschiedener Höhe, von oben nach unten fortschreitend.
7—9. Bletilla hyacinthina Rchb.
7—8. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
9. Querschnitt durch die Mitte der Anthere.
10—11. Sobralia Schoenbrunnensis forma hort. Querschnitte durch die Anthere.
10. Ziemlich nahe der Spitze.
11. Nahe der Mitte.

Nm = Narbe des medianen Fruchtblattes. *Nl* = Narbe des lateralen Fruchtblattes. *N* = Narbe. *R* = Rostellum. *Rk* = Rostellklebmasse. *P* = Pollinium. Schraffiert = das Schleimgewebe der beiden Narben und der basalen Partie des Rostellums.

werden und von wo aus die Keimung des Pollens erfolgt. In der histologischen Ausbildung der Rostelloberseite ist indes ein Unterschied zwischen der Schleimschicht der Narben und der des Rostellums nicht zu erkennen; sie setzt sich bis an das apikale Ende des Rostellums ununterbrochen gleichmäßig fort, so daß sich die Frage ergibt, inwieweit hier überhaupt bereits von einem eigentlichen Rostellum im Sinn der oben gegebenen Definition die Rede sein kann, da es zur Ausbildung einer besonderen histplogisch differenzierten Rostellklebmasse noch nicht gekommen ist.

Wenn hinsichtlich der Ausbildung des Rostellums bei Vanilla ein noch offenbar sehr einfacher und eng an die diandrischen Formen anschließender Fall vorliegt, so weicht die Ausbildung der Pollinien (Fig. 3—6) insofern von dem oben aufgestellten Ausgangstyp ab, als zwar Querschnitte durch die Mitte der Anthere Bilder ergeben, wie sie für Querschnitte durch jede angiosperme Anthere charakteristisch sind, als es aber am oberen und unteren Ende der Anthere an beiden Flanken der Pollinien jeder Theka zu vollständigem Zusammenfließen des sporogenen Gewebes kommt. Auch der Zusammenhalt der Pollenkörner zu Tetraden und deren lockere Verkettung untereinander ist bereits vorhanden.

I. Hauptgruppe.

Bletillinae. Sobraliinae. Dendrobiinae. Bolbophyllinae. Collabiinae. Laeliinae. Ponerinae. Phajinae. Pleurothallidinae. Coelogyninae.

Den im Folgenden zu betrachtenden Formen ist allen gemeinsam die gleiche Art der Rostellausbildung; es kommt, wie in einzelnen Fällen noch genauer zu beschreiben sein wird, am apikalen Ende des Rostellums zur typischen Umbildung des Schleimgewebes in eine klebstoffliefernde Partie, während nur noch in der Gegend der Narbenhöhle und des Griffelkanals auch am Rostellum das Schleimgewebe unverändert erhalten bleibt. Die Ausdehnung des die Klebmasse liefernden Gewebes betreffend, so reicht es oft bis über die Mitte des Grundgewebes der apikalen Partie des Rostellums. Die Ablösung der Klebmasse erfolgt nie als Ganzes, sondern nur in Gestalt einzelner flockiger Massen. Ein Zusammenhang mit der Epidermis der der Anthere zugewandten Seite findet sich nirgends. Die Pollenübertragung, soweit sie überhaupt durch in die Blüte eindringende Tiere stattfindet, geht vor sich, indem ein

in die Blüte eingedrungenes Insekt auf seinem Rückzug an der Klebmasse vorbeistreifend sich damit behaftet und gleichzeitig Klebmasse in die Anthere an die Pollinien preßt, die dann durch den Zusammenhalt des an Tier und Pollinien haftenden Klebstoffes aus der Anthere herausgezogen und übertragen werden können.

Bletillinae.

Bletilla hyacinthina ist hinsichtlich der Pollinienausbildung als sehr ursprüngliche Form anzusehen; ein Querschnitt durch die Anthere (Fig. 9) zeigt eine Lage und Form der einzelnen Pollenfächer, die sich in nichts von der der typischen Angiospermen unterscheiden, nur daß es auch hier wieder zur Bindung sämtlicher Pollentetraden kommt, die freilich wie bei allen Polychondreen, noch eine sehr lockere ist, immerhin aber doch genügt, um die Pollentetraden eines jeden Faches als eine geschlossene Masse aus der geöffneten Anthere hervortreten zu lassen.

In der Ausbildung des Rostellums ist es nun bei Bletilla bereits zu der für die Formen der ganzen großen Grupne charakteristischen Bildung gekommen. Es ist das breite Rostellum dachförmig über die beiden viel schmäleren Narben vorgewölbt, mit ihnen zusammen die Narbenhöhle bildend. An seinem oberen Ende kommt es in Umbildung der basalwärts die Schleimschicht liefernden Gewebeschicht zur Ausbildung von Zellen, die von Klebstoff erfüllt sind.

In der geöffneten Blüte (Fig. 7 und 8) liegt die ursprünglich aufrechte, bei Erblühen sich horizontal umbiegende Anthere mit der Thekenöffnung nach unten dem Rostellum auf. Dabei werden die Pollinien, die übrigens infolge ihrer Klebrigkeit alle vier unter sich leicht verbunden sind, und die unter ihnen befindliche Rostellklebmasse von dem über die Anthere vorspringenden Konnektivflügel gedeckt. Dringt nun ein Insekt auf dem Labellum, das sich um das Gynostemium schlagend, einen Gang zwischen seiner Oberseite und der Gynostemiumvorderseite bildet, in den Blütengrund vor, so wird es zunächst infolge der Deckung durch den Konnektivflügel Pollinien und Rostellklebmasse nicht berühren. Erst bei seinem Rückzug wird es an das Rostellum stoßen und dessen Klebmasse berühren und bei seinem weiteren Rückzug an dieser Klebmasse vorbeistreifend sich damit beschmieren. Bei noch weiterem Sichzurückziehen wird es jetzt an den Pollinien mit der beschmierten Körperpartie anstreifen und sie sich anheften, um sie beim Eintritt in eine weitere Blüte an die intensiver klebrige Narben wieder abzugeben.

Sobraliinae.

Sobralia Schönbrunnensis. Die Verhältnisse liegen im allgemeinen ganz ebenso wie bei Bletilla, nur in der Bildung der Pollinien (Fig. 10 und 11) ist insofern ein Unterschied festzustellen, als diese an ihrem oberen Ende mit ihren Flanken sehr stark gegeneinander gebogen sind.

Wenn in den bisher betrachteten Formen typische Vertreter der Gruppe der Polychondreae vorlagen, Formen, deren Pollentetraden jedes Pollenfaches sich nur in äußerst lockerem Verbande miteinander befanden, so möge im folgenden die Betrachtung übergehen zu Formen, deren allgemeines Charakteristikum der Besitz wachs- oder hornartiger Pollinien ist, Pollinien also, bei welchen die Verbindung der einzelnen Pollentetraden eines Faches eine überaus innige ist. Auch hier finden sich zunächst Formen, die nach den oben aufgestellten Gesichtspunkten noch vorhältnismäßig ursprünglich erscheinen.

Dendrobiinae.

Dendrobium nobile. Ein Querschnitt durch die Anthere (Fig. 13) zeigt ein Bild, wie es im allgemeinen jede Angiospermenanthere geben könnte: vier Pollenfächer, je zwei in einer Theka; der Längsschnitt in Fig. 12 ergänzt das Bild, indem er die aufrechte Anthere und eines der längs getroffenen Pollenfächer zeigt.

Was die allenfalls mögliche Anheftung der Pollinien an ein die Blüte besuchendes Insekt betrifft, so wird zunächst beim Eindringen des Insektes in die Blüte die hier recht mächtig entwickelte Rostellklebmasse und die Pollinien durch die Deckung des Konnektivflügels der Anthere vor Berührung geschützt; erst beim Rückzuge des Insektes wird, indem das Tier zunächst an die Rostellklebmasse streift, an seinem Rücken Klebstoff befestigt, ebenso wie Klebstoff an die Pollinienfächer gepreßt wird. Indem der an dem Insekt anhaftende Klebstoff mit dem an die Pollinien gepreßten fest zusammenhält, können beim weiteren Rückzug die vier Pollinien, die wieder in Folge ihrer Klebrigkeit aneinander haften, aus den Theken herausgezogen und fortgeführt werden.

Es sei betont, daß in der großen einheitlichen Masse, als welche die Pollinien hier ausgebildet sind, ein Moment gegeben erscheint, welches der leichten Entfernung der Pollinien nicht förderlich ist, und daß nach des Verfassers Ansicht, die freilich in diesem Falle mit der Darwinschen in Widerspruch steht, gerade bei Dendrobium für die Sicherung der Pollenübertragung noch recht unzweckmäßige Einrichtungen vorliegen. Es wird im folgenden zu zeigen sein, daß inner-

halb aller Formen der ersten Hauptgruppe bei der Bildung der Pollinien alles. bildlich gesprochen, auf eine Zertrümmerung der einheitlichen Pollenmassen hindrängt und alles auf den verschiedensten Wegen abzielt auf die Bildung fadenförmiger Teile an den Pollinien, die zweifellos in ihre Fähigkeit sich dem Insektenkörper anzuschmiegen eine leichtere Anheftung gestatten, als das bei der ganz einheitlichen Masse des Dendrobiumpolliniums der Fall sein kann. Ganz zugunsten der Auffassung des Verfassers spricht ja übrigens auch der eingangs erwähnte geringe Fruchtansatz bei Dendrobium.

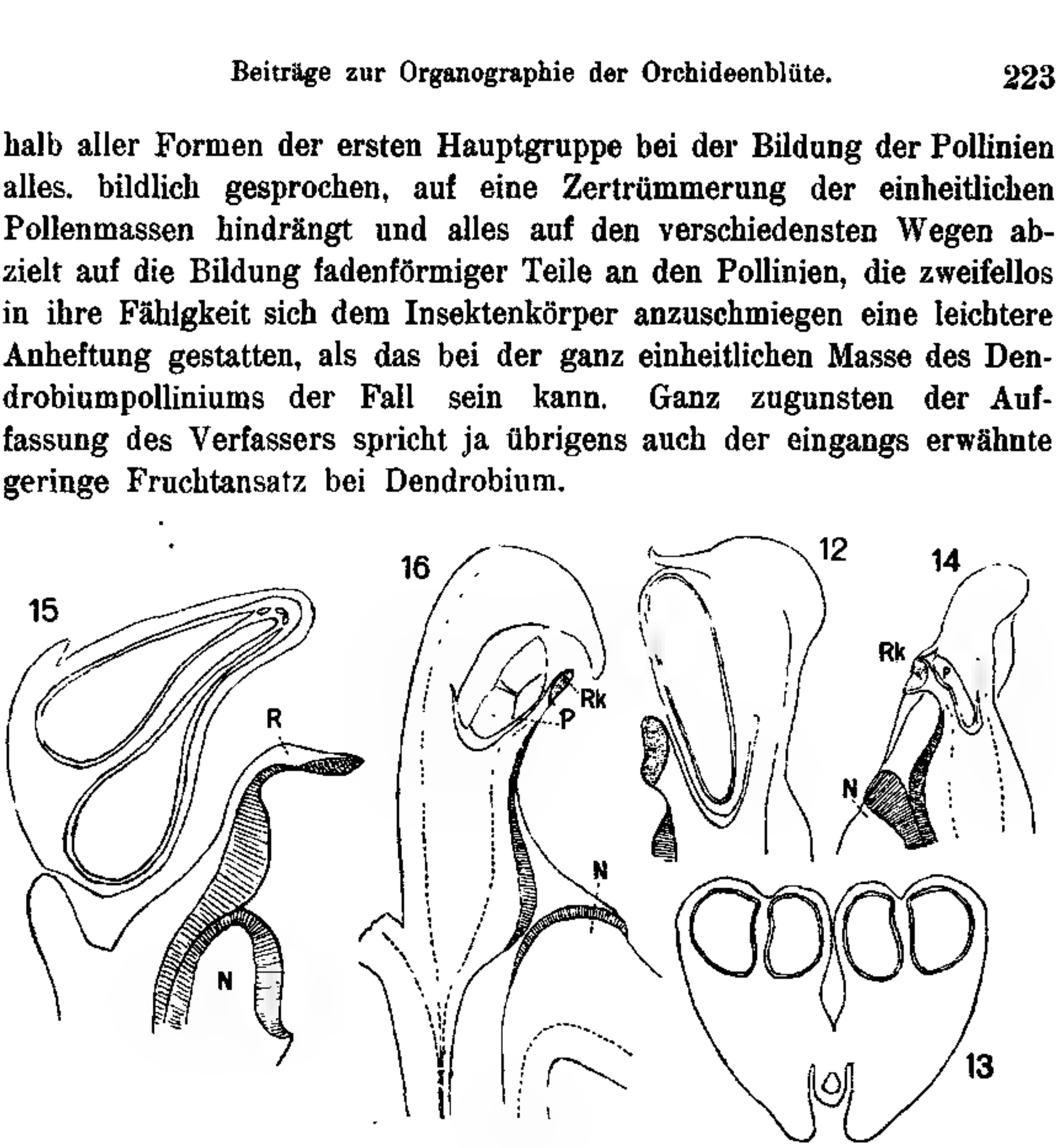


Fig. 14–16. **Dendrobiinae.**

14. Dendrobium nobile Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
12. - Längsschnitt durch die Anthere einer Knospe.
13. — — Querschnitt durch die Anthere.
15. Eria floribunda Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.
16. Eria javanica Kl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.

Die Form der Säule betreffend (Fig. 16) und die Art, wie an ein die Blüte besuchendes Insekt der zu übertragende Pollen angeheftet werden kann, unterscheidet sich nicht wesentlich Eria javanica. Auch hier wird ein Insekt auf seinem Rückzug aus dem Blütengrund an der Rostellklebmasse vorbeistreifend, sich damit behaften und wird bei weiterem Zurückgehen die Antherenspitze leicht heben und so aus der geöffneten Anthere die Pollinien auf seinen mit Klebstoff bestrichenen Rücken fallen lassend, sie sich anheften, um sie dann zur nächsten Blüte zu tragen.

Nicht so einfach dagegen als bei Dendrobium liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien. Bei Dendrobium handelt es sich um vier länglich ovale Pollinien, die ringsum von einer schmalen Sekretionstapete umgeben waren, hier dagegen zeigt sich die Aufteilung jedes Polliniums in zwei Hälften, die nur in der Mitte durch ein schmales Band sporogenen Gewebes verbunden sind. Ein Querschnitt durch die Anthere, ziemlich hoch oben geführt (Fig. 18), zeigt ein Bild ganz ähnlich dem, das Dendrobium gab. Gegen die Mitte der Anthere (Fig. 19) zu indes nimmt die Breite des Pollenfaches stark ab; ein nur wenige Tetraden breites Band, das die Verbindung mit dem unteren wieder kräftig entwickelten Teil des Polliniums herstellt, ist getroffen. Gleichzeitig mit der Reduktion des sporogenen Gewebes in der Mitte der Anthere verbreitet sich die Tapete durch Vergrößerung der einzelnen sie bildenden Zellen; der Prozeß schreitet so weit fort, daß in der Mitte der Anthere (Fig. 20) an der vorderen Seite zwischen je zwei Pollenfächern das sterile Ge-

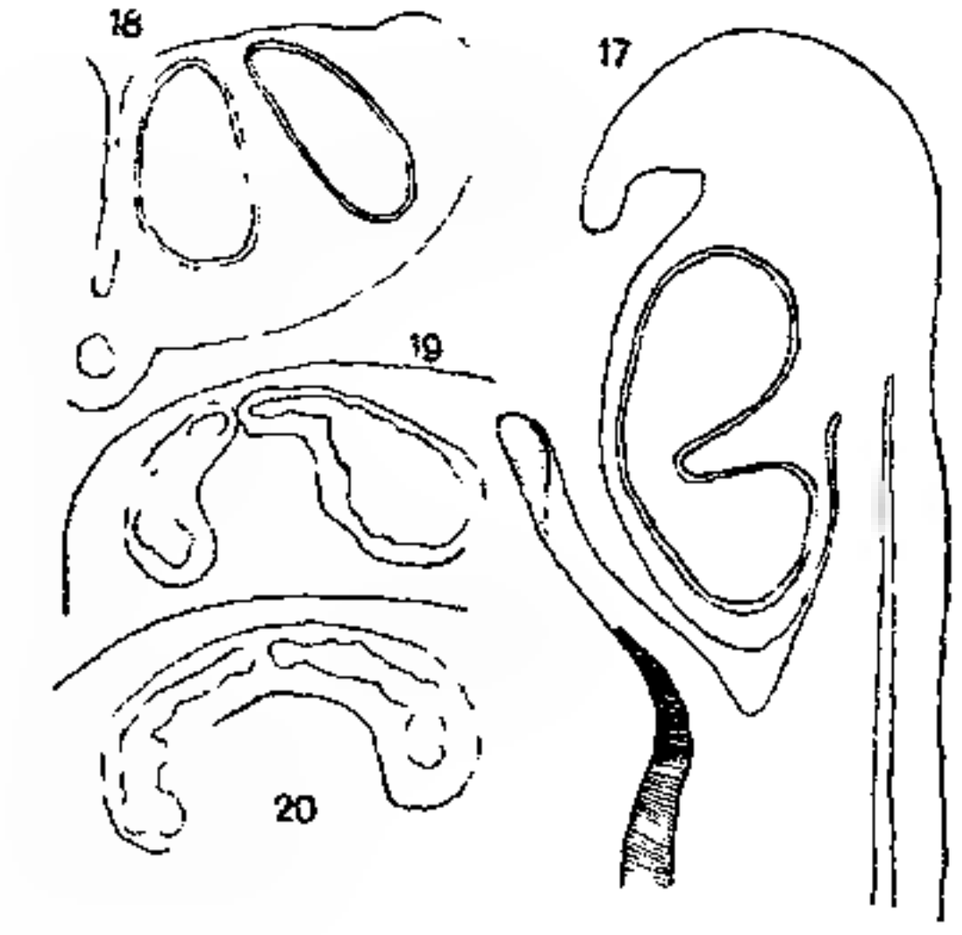


Fig. 17—20. **Dendrobiinae.**

17. Eria javanica Bl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe. Querschnitte durch eine Antherenhälfte.
18. — — Pollinien einer Theka nahe dem oberen Ende.
19—20. — — Ziemlich in der Mitte getroffen.

Verhältnis der Vergr.: Fig. 18—20 = 16 : 35.

webe von der sich ausbreitenden Tapete verdrängt wird und je zwei Pollenfächer durch ihre Tapete in eins zusammenfließen. Also einesteils Zerteilung jedes Polliniums in zwei Hälften, anderenteils Vereinigung der zwei Pollinien jeder Theka durch Zusammenschluß der schmalen, die Pollinienhälften verbindenden Brücken.

Eria floribunda. Einen erheblichen Fortschritt auf dem von Eria javanica eingeschlagenen Wege stellt diese Art dar; die Aufteilung je eines Polliniums in zwei Hälften ist so weit gegangen, daß die zwei Hauptpartien jedes Polliniums nur durch einen langen schmalen Streifen sporogenen Gewebes verbunden sind, das in der Mitte durch die mehr sich verbreiternde Tapete bis auf einige unzusammenhängende Tetradenreste verdrängt wird (Fig. 15).

Es muß nachdrücklich betont werden, daß es sich bei der Stelle, an welcher die Pollinienbänder umbiegen, nicht um die Spitze der Anthere, wie das Pfitzer fälschlich annahm, handelt, sondern lediglich um die stark vor und nach oben gezogene Vorderseite der Anthere. Das geht hervor erstens aus der Lage des Konnektivflügels, der, seinem morphologischen Charakter gemäß, ein sicheres Kriterium für das Auffinden der morphologischen Spitze der Anthere bildet, zweitens aus dem Vergleich mit Eria javanica, einer Art, bei der die bei Eria floribunda ins Extrem getriebenen Verhältnisse erst in ihren Anfängen vorliegen und so noch leicht erkennen lassen, was Spitze und was Vorderseite der Anthere ist, drittens aus Vergleich mit ähnlichen Fällen in anderen Gruppen, bei denen die allmähliche Vorwölbung der Antherenvorderseite auch entwicklungsgeschichtlich verfolgt werden konnte (vgl. Arpophyllum giganteum).

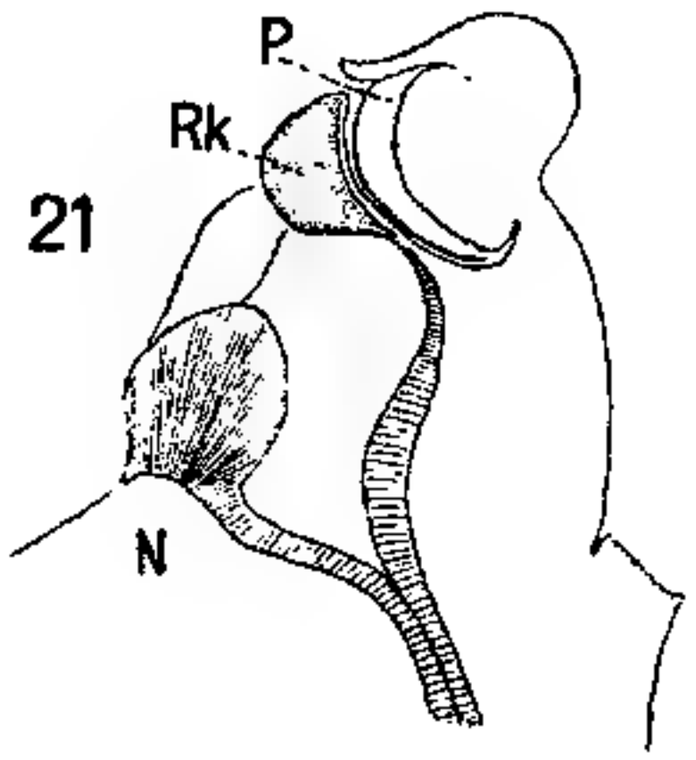


Fig. 21—22. **Bolbophyllinae.**
21. Bolbophyllum Lobbii Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
22. Bolbophyllum crassipes Hook. Querschnitt durch die Anthere.

Bolbophyllinae.

Die aus dieser Gruppe untersuchten Formen: Bolbophyllum Lobbii, Bolbophyllum crassipes, Megaclinium spec. und Cirrhopetalum Loherianum[1]) schließen sich hinsichtlich der primitiven Einrichtungen zum Zweck der Anheftung ihrer Pollinien an Blütenbesucher eng an die bei Dendrobium beobachteten Verhältnisse an; nur daß, wie aus dem Längsschnitt durch eine noch nicht geöffnete Knospe hervorgeht, hier bei Bolbophyllum Lobbii eine gewaltige Produktion von Rostellklebmasse und Narbenschleim vor sich geht, derart, daß in der erschlossenen Blüte die ganze vordere Partie des Gynostemiums nur noch ein großes ununterbrochenes Feld schleimiger Massen darstellt.

Was die Ausbildung der Anthere betrifft, so ist bei sämtlichen untersuchten Gattungen von den in einer Theke vorhandenen zwei Pol-

1) Krzl.

linien jeweils das innere erheblich kleiner als das zugehörige äußere Wenn bei den später zu betrachtenden Pleurothallidinen sich Formen finden mit nur noch einem Pollinium in jeder Theka, so liegt der Gedanke nahe, hier bei den Bolbophyllinen in der konstanten Größendifferenz, die zwischen den beiden Pollinien einer Theka besteht, den ersten Schritt eines Reduktionsvorganges zu sehen, der in einer anderen Gruppe bis zum völligen Verlust des einen der beiden Pollinien einer Theka geführt hat.

Collabiinae.

Nephelaphyllum pulchrum. Die Gattung ist interessant durch die Variationen der Ausbildung der Pollinien. Es liegt nahe in Fällen, wo, wie bei Eria oder den später zu besprechenden Laeliinen, die Anthere acht Pollinien besitzt, von denen je zwei durch schmale

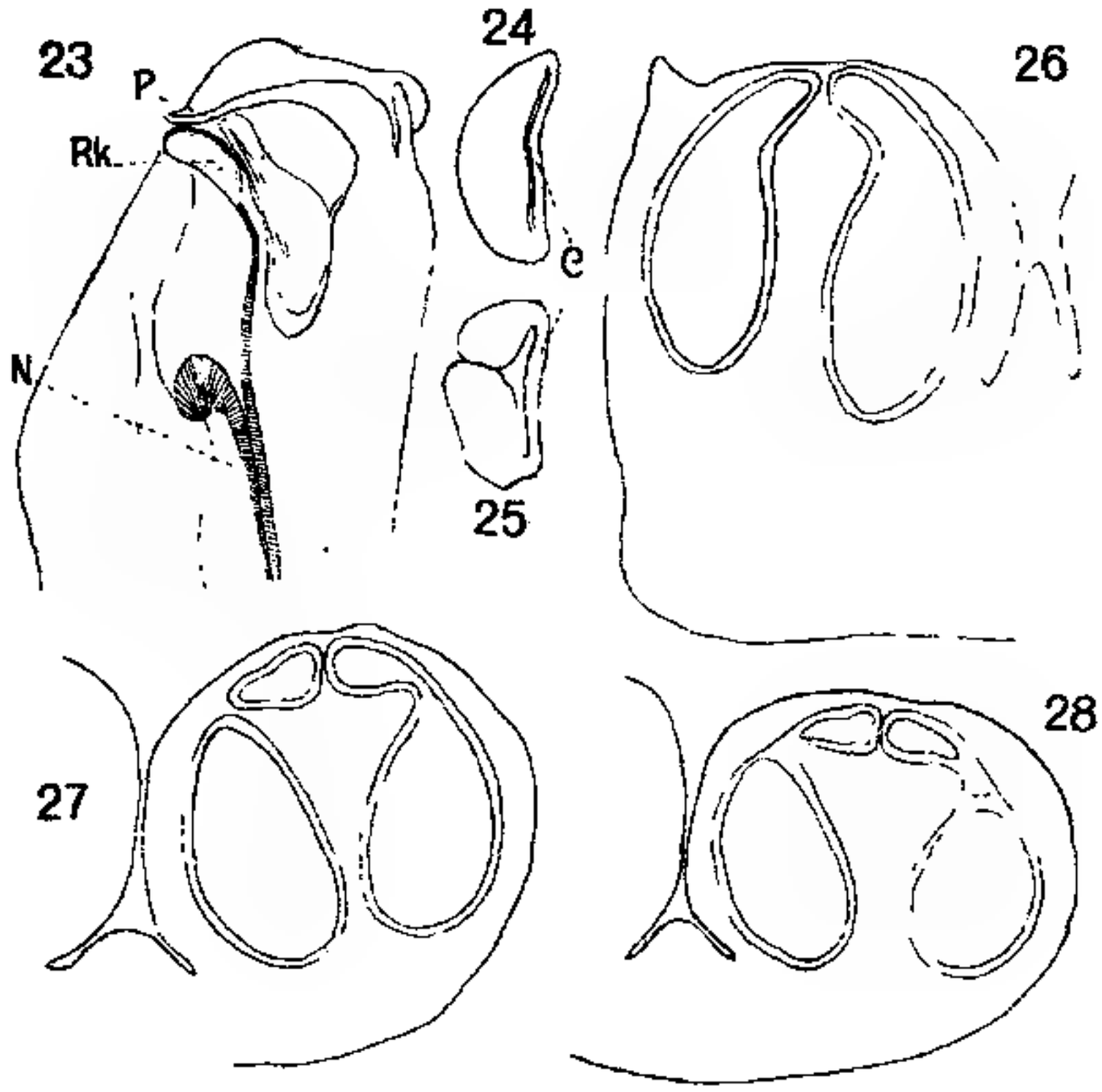


Fig. 23—28. **Collabiinae.**

23—28. Nephelaphyllum pulchrum Bl.
23. — — Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte.
25. — — Äußeres } Pollinium einer Theka einer geöffneten Blüte.
24. — — Inneres }
(Sämtliche in gleicher Vergr.)
26—28. — — Querschnitte durch eine Antherenhälfte.
26. — — Pollinien einer Theka nahe dem oberen Ende.
—28. — — Ziemlich in der Mitte getroffen.
(Sämtliche in gleicher Vergr.)
C = Caudicula; übrige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

Bänder, den Caudiculae, zusammengehalten werden, anzunehmen, daß eben diese jeweils zwei Halbpollinien nebst der dazugehörigen Caudicula hervorgegangen sind aus einer ähnlich wie bei Dendrobium ursprünglich einheitlich geschlossenen Pollenmasse durch teilweise Rückbildung sporogenen Gewebes. Bei Nephelaphyllum finden sich nun alle Übergänge zwischen einem völlig geschlossenen Pollinium von annähernd der Form eines Dendrobium-Polliniums bis zur völligen Aufteilung des Polliniums in zwei Halbpollinien, die nur durch ein schmales Caudicularband miteinander zusammenhängen.

Normalerweise ist in jeder Theka das innere Pollinium so ausgebildet, wie es Fig. 24 zeigt; eine einheitlich zusammenhängende Pollenmasse, der vorgelagert ist ein schmales Band, das gleichfalls aus Pollentetraden gebildet ist. Im Äußeren der beiden Pollinien einer Theka (Fig. 25) dagegen kommt es in der Regel noch zu einer Durchteilung der Pollinien-Hauptmasse in horizontaler Richtung.

Diesen Fällen, in denen, wie bereits bemerkt, die zumeist auftretende Polliniengestaltung vorliegt, stehen Fälle gegenüber, in denen es einesteils auch bei dem inneren Pollinium in seiner Hauptmasse zur horizontalen Durchteilung kommt, anderenteils aber Fälle, in welchen eine mehr oder minder innige Verbindung noch besteht zwischen der Pollinien-Hauptmasse und dem davor liegenden Caudicularband vermittelst schmälerer oder breiterer Brücken sporogenen Gewebes. Es handelt sich nur noch um die Vereinigung von Caudicularband und Pollinien-Hauptmasse in ganzer Höhe der Pollinien, um eine Form zu schaffen, die der eines Dendrobium-Polliniums im wesentlichen entspricht.

Querschnitte durch die noch nicht geöffnete Anthere mögen die an Pollinien von geöffneten Blüten gefundenen Verhältnisse noch genauer erläutern.

Querschnitte durch die oberste und unterste Partie einer Anthere ergeben Bilder, wie sie Fig. 26 zeigt; das sporogene Gewebe eines jeden Pollenfaches stellt noch eine einheitliche Masse dar, die nur nach vorn zu sich etwas verschmälert; Querschnitte mehr gegen die Mitte zu zeigen die Fig. 27 und 28. Dabei herrscht in der Ausbildung des sporogenen Gewebes große Mannigfaltigkeit. Entweder die Pollenmasse wird plötzlich stark eingeschnürt, um sich gegen vorn allmählich wieder zu verbreitern, hängt aber noch als Ganzes zusammen (Fig. 27 außen), oder die kleine vordere und große hintere Partie sind getrennt und nur noch einzelne Zellen sporogenen Gewebes als die letzten Rudimente der hier geschwundenen Pollenmasse sind zwischen die an der

schmalen Stelle vereinigte äußere und innere Tapete eingestreut (Fig. 28 außen), oder auch diese fehlen und die Tapete allein vermittelt die Verbindung (Fig. 28 innen), bis schließlich Fälle sich finden, in denen die beiden Partien stellenweise so tief greifend von einander gelöst sind, daß jede derselben von der eigenen Tapete rings umsäumt wird und steriles Gewebe dazwischen eingeschaltet ist (Fig. 27 innen).

Längsschnitte ergaben im betreff der horizontalen Durchteilung der Hauptmasse der einzelnen Pollinien dieselben Übergänge von vollständiger Vereinigung bis zur vollständigen Trennung des sporogenen Gewebes eines Pollenfaches, wie sie eben für die Querschnitte geschildert wurden.

Wenn Nephelaphyllum uns alle die Übergänge zeigt von einer noch vollständig geschlossenen Pollenmasse bis zu den quer und längs geteilten Pollinien, wie sie besonders für einige der später zu betrachtenden Gruppen charakteristisch sind, so gibt uns die Gattung auch einen Einblick in das allmähliche Zustandekommen der bei später zu betrachtenden Gruppen oft wiederkehrenden Vereinigung der beiden Pollinien einer Theka zu einem mehr oder minder einheitlichen Doppel-Pollinium.

Vergleicht man den Querschnitt durch die Mitte der Anthere, (Fig. 28) und den Querschnitt durch die Antherenmitte von Eria javanica, (Fig. 20), so springt ohne weiteres die nahe Verwandtschaft der Verhältnisse in die Augen. Bei Eria sind die beiden Pollinien einer jeden Theka jeweils bereits soweit zusammengerückt, daß ihre Tapeten zusammenfließen; bei Nephelaphyllum fehlt nur noch diese letzte Beseitigung einer oder weniger trennender steriler Zellen, daß auch hier die Vereinigung der beiden Pollinien zustandekommt. Allerdings handelt es sich beidesmal um Fälle, in welchen nur schmale Ausläufer der sporogenen Masse die Verbindung miteinander suchen; es wird später, besonders bei den Formen der dritten Hauptgruppe zu zeigen sein, daß in den verschiedensten Gruppen die Verschmelzung zwischen den beiden einer Theka angehörigen Pollinien sich findet, zum Teil oft in einer Breite, die der der Pollinien-Hauptmasse völlig entspricht. Die hier bei Nepelaphyllum und Eria vorliegende Annäherung der Pollinien kann vielleicht als erster Schritt einer bei höher entwickelten Formen bereits vollzogenen Tatsache anzusehen sein.

Laeliinae.

Der Vorgang, der zum erstenmal deutlich bei Eria javanica, dann in zahlreichen Übergängen wieder bei Nephelaphyllum sich zeigte, die

Aufteilung einer, wohl ursprünglich einheitlichen Pollenmasse in zwei Hälften. findet sich sehr ausgeprägt bei der Gruppe der Laeliinen.

Laelieae.

Laelia anceps. Die Gattung, die der Gruppe den Namen gab. mag als Typus der hier erreichten Ausbildung der Pollinien zuerst betrachtet sein. Der Längsschnitt durch die aufrechte Anthere (Fig. 29) zeigt ein Pollinium, das am oberen und unteren Ende der Anthere gebildet ist aus kurzeiförmigen Pollenmassen, die am vorderen Ende der Anthere unter sich durch ein schmales Band sporogenen Gewebes, die Caudicula, verbunden sind. Vergleicht man mit dem hier gewonnenen

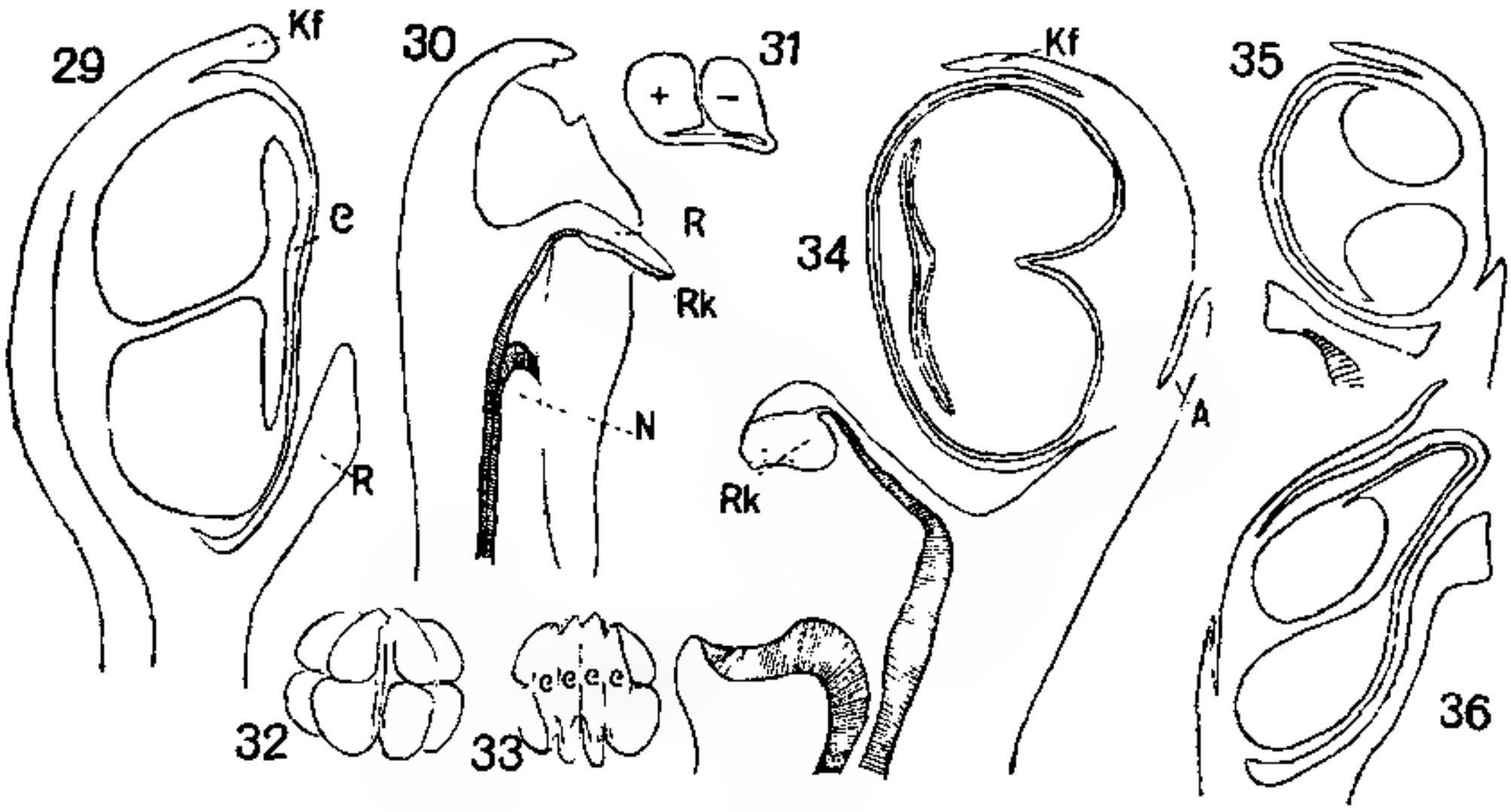


Fig. 29—36. **Laeliinae.**

29. Laelia auceps Ldl. Längsschnitt durch die Anthere einer Knospe.
30. — — Längsschnitt durch das Gynostemium einer geöffneten Blüte, Anthere abgenommen.
31. — — Ein einzelnes Pollinium.
32 -33. — — Die vier Pollinien einer Anthere.
32. — — Von hinten.
33. — — Von vorn. (Fig. 30—33 sämtliche in gleicher Vergr.)
34. Schomburgkia undulata Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.
35. Neolauchea pulchella Krzl. Längsschnitt durch die Anthere.
36. Isabelia virginalis Rodr. Längsschnitt durch die Anthere.

Bild etwa dasjenige, das ein Längsschnitt durch die Anthere von Eria javanica zeigt, so ergibt sich, daß bei Laelia der Prozeß der Einwucherung sterilen Gewebes in die Masse des sporogenen Gewebes entschieden fortgeschritten ist. Bei Eria ist es erst ein Vortasten des sterilen Gewebes, es kommt zu einer kleinen keilförmigen Bucht innerhalb der sonst noch allerorts zusammenhängenden Masse des sporogenen Ge-

webes. Bei Laelia dagegen ist es ein tiefgreifendes Einwuchern steriler Gewebemassen, die leichte Einbuchtung bei Eria vertieft sich und am Ende der Bucht greifen nach oben und unten weiterhin die sterilen Partien vor, es kommt zur Bildung zweier nur halb so großer Pollenmassen und dem schmalen verbindenden Streifen der gleichfalls aus Pollentetraden gebildeten Caudicula. Dabei sind sämtliche Pollenzellen, auch die der Caudicula, normal ausgebildet und wohl auch befruchtungsfähig; auffallend ist, daß in der Caudicula sich Pollenzellen fanden, bei welchen neben dem vegetativen Pollenschlauchkern bereits beide generative Kerne gebildet waren.

Es wird bei später zu betrachtenden Formen des öfteren zu zeigen sein, daß im Zusammenhang mit der Reduktion des sporogenen Gewebes an den Caudicularstellen eine Verbreitung der Tapetenschicht durch Bildung mehrerer Reihen von Tapetenzellen einsetzt; hier bei Laelia kommt es lediglich bei der nach innen gelegenen Tapete der Caudicula zu einer Streckung der einzelnen Zellen, ohne daß bereits eine Vervielfachung der Tapetenschicht im allgemeinen eintritt. Nur an einzelnen Stellen des Caudicularbandes findet sich in der innersten Schicht des sporogenen Gewebes öfters eine Zelle, die ihrer Lage nach dem sporogenen Gewebe zuzurechnen ist, ihrer Ausbildung nach mit dem typischen körneligen Plasma der Tapete, der Zwei- oder Vielzahl ihrer Kerne entschieden als Tapetenzelle anzusprechen ist. Wenn wir bei Cattleya die einesteils vielschichtige Tapete der Caudicula feststellen, andernteils die Caudicula nur aus einer einzigen Reihe von Zellen sporogenen Gewebes gebildet finden, während bei Laelia das Caudicularband noch vier bis sechs Zellreihen breit ist, liegt es nahe, an eine Umbildung von Pollenmutterzellen zu Tapetenzellen zu denken. Andernteils ist es ebenso möglich, die Sache als durch Korrelation bedingt aufzufassen. Dem Verfasser erscheint die Frage bedeutungslos; es steht fest, daß auch bei den übrigen Blütenpflanzen der Ursprung der Tapete kein einheitlicher ist, somit auch „der Begriff Tapetenzellen kein morphologischer, sondern ein funktioneller ist“ (Goebel, Organographie 1901, pag. 769); so ist es auch bedeutungslos, ob die bei den Orchideen oft mächtig entwickelte Tapete hervorgegangen ist aus Umbildung sporogenen Gewebes oder aus Umbildung sterilen Gewebes der Anthere im Zusammenhang mit starker Rückbildung des sporogenen Gewebes.

In der geöffneten Blüte liegt die ursprünglich aufrechte Anthere mit ihren geöffneten Theken, aus welchen die Pollinien hervortreten, dem Rostellum auf. Dabei sind die acht Halbpollinien durch die stark klebrigen Kaudikularbänder miteinander locker verbunden. Ein Insekt,

das bei seinem Einwandern in die Blüte, Anthere und Rostellum, welche durch den Konnektivflügel gedeckt sind, zunächst nicht berühren wird, wird erst wieder auf seinem Rückzug an die Klebmasse des Rostellums stoßen und im Vorbeistreifen daran sich mit Klebstoff behaften, um schließlich beim weiteren Rückzug die Anthere zu heben und die daraus hervorstehenden Pollinien mittels deren klebrigen Caudiculae sich anheften.

Schomburgkia undulata verhält sich in den Fällen, wo die Pollinien normal ausgebildet werden, wie Laelia. Auch hier kommt es zur Aufteilung jeden Polliums in zwei Halbpollinien, die wieder durch ein Caudicularband verbunden sind; nur daß das sterile Gewebe, das zwischen der Caudicula und den Pollinienhälften eingeschaltet ist, in Gestalt äußerst feiner Stränge durch die sporogene Masse setzt, während umgekehrt die Caudicula eine noch ziemliche Breite besitzt; die Tapete zeigt rings um die Caudicula erheblich größere Zellen als sonst um die Pollinien-Hauptmasse herum, nur daß auch sie noch überall einschichtig ist; sämtliche Pollenzellen, auch die der Caudicula, sind normal entwickelt.

Daneben fanden sich in den ungefähr 20 untersuchten Blüten Antheren, in welchen die Pollinien zwar zum Teil normal, also in der oben geschilderten Weise ausgebildet waren, zum Teil aber auch so, wie es der linke Teil der Fig. 42 zeigt. Die Pollenmasse besteht aus einem schmalen Band an der Vorderseite der Anthere, das der Caudicula der übrigen Pollinien entspricht, und einer großen einheitlichen Partie, die nur in der Mitte hinten eine leichte Einbuchtung aufweist, ohne daß es zu einer Durchtrennung, wie bei den normalen Schomburgkia-Pollinien gekommen ist; so daß also eine Form vorliegt, die im wesentlichen übereinstimmt mit der Form des inneren Polliniums bei Nephelaphyllum. Daneben fanden sich oft in der gleichen Theka, Pollinien, bei denen die Aufteilung der Pollenmasse noch einen Schritt weiterging, als es normal bei Schomburgkia der Fall ist (Fig. 42 rechte Hälfte); die Caudicula trägt drei Pollenmassen, außer den zwei großen oben und unten noch eine kleinere mittlere; hier ist also von hinten gegen das Pollinium das sterile Gewebe an zwei Stellen eingewuchert zur noch größeren Zerspaltung des sporogenen Gewebes führend als sonst gewöhnlich.

An Laelia und Schomburgkia schließen sich unmittelbar an eine ganze Anzahl ähnlicher Formen, von denen noch untersucht wurden die Gattungen Sophronitis, Neolauchia und Isabelia.

Von Sophronitis cernua[1]) stand nur aufgeblütes Material zur Verfügung; die Pollinien zeigten große Übereinstimmung mit dem Laeliatyp, so daß auf sie weiter einzugehen überflüssig erscheint.

Neolauchia pulchella ist insofern interessant, als sie einen klaren Übergang zeigt von der Form der Pollien bei Schomburgkia und Laelia zu Pollinien, wie sie die bereits besprochene Eria floribunda und noch andere später zu erwähnende Formen aufweisen. Bei Eria floribunda wurde gezeigt, daß der Teil der Anthere, der schließlich zu höchst zu liegen kommt und in welchem die Umbiegung der Caudicularbänder erfolgt, nicht der morphologischen Spitze der Anthere entspricht, sondern daß es sich handelt um eine starke Hervorwölbung der Antherenvorderseite, die dann durch leichte Rückwärtsbiegung der Anthere noch weiter nach oben verlagert wird. Neolauchia gibt nun für diese Auffassung einen weiteren Beweis. Fig. 35 zeigt die aufrecht stehende Anthere im Längsschnitt; die Pollinienbildung ist annähernd dieselbe wie bei den übrigen Laelieen, nur die Vorderseite der Anthere statt senkrecht abzufallen ist bauchförmig vorgewölbt nach vorne ausgezogen, ihr folgt auch die Caudicula; es ist klar, daß von hier zu Formen, wie sie Eria floribunda und ähnliche geben, nur noch ein Schritt ist.

Isabelia virginalis (Fig. 36). Auch hier findet sich wieder die typische Ausbildung des Laelia-Polliniums kombiniert mit der starken Hervorwölbung der Antherenvorderseite. Wenn aber bei Neolauchia die Mitte der Anthere annähernd die Stelle stärkster Hervorwölbung darstellte, so ist hier die Vorwölbung stark nach oben verschoben, eine Eigentümlichkeit, die sich auch bei anderen Gruppen, z. B. den Phajinen, wiederholt.

Cattleyeae.

Die bisher betrachteten Gattungen aus der Gruppe der Laeliinen hatten alle gemeinsam, daß sich an Stelle eines einheitlich geschlossenen Polliniums zwei Halbpollinien, verbunden durch ein schmales Caudicularband, fanden; ihnen steht innerhalb der Gruppe ein anderer Formenkreis gegenüber, der seinen typischen Vertreter in der Gattung Cattleya findet.

Cattleya Bowringiana. Fig. 37 zeigt einen Längsschnitt durch die Anthere; sie ist im wesentlichen erfüllt von dem großen länglich eiförmigen Pollinium; diesem vorgelagert findet sich ein Caudicularband, dessen unteres Ende in Verbindung steht mit dem

1) Ldl.

eigentlichen Pollinium, sowohl das sporogene Gewebe der Caudicula mit denen der Pollinien-Hauptmasse, als auch die Tapete der letzteren mit der Caudiculartapete. Ein Querschnittt durch die Anthere zeigt im hinteren Teil der Anthere in jeder Theka die beiden großen Massen der eigentlichen Pollinien und diesen vorgelagert jeweils die dazu gehörige Caudicula. Dabei fällt hier, ebenso wie auf dem Längsschnitt die außergewöhnliche Breite der inneren Tapete der Caudicula auf. (s. Taf. X, Fig. 3).

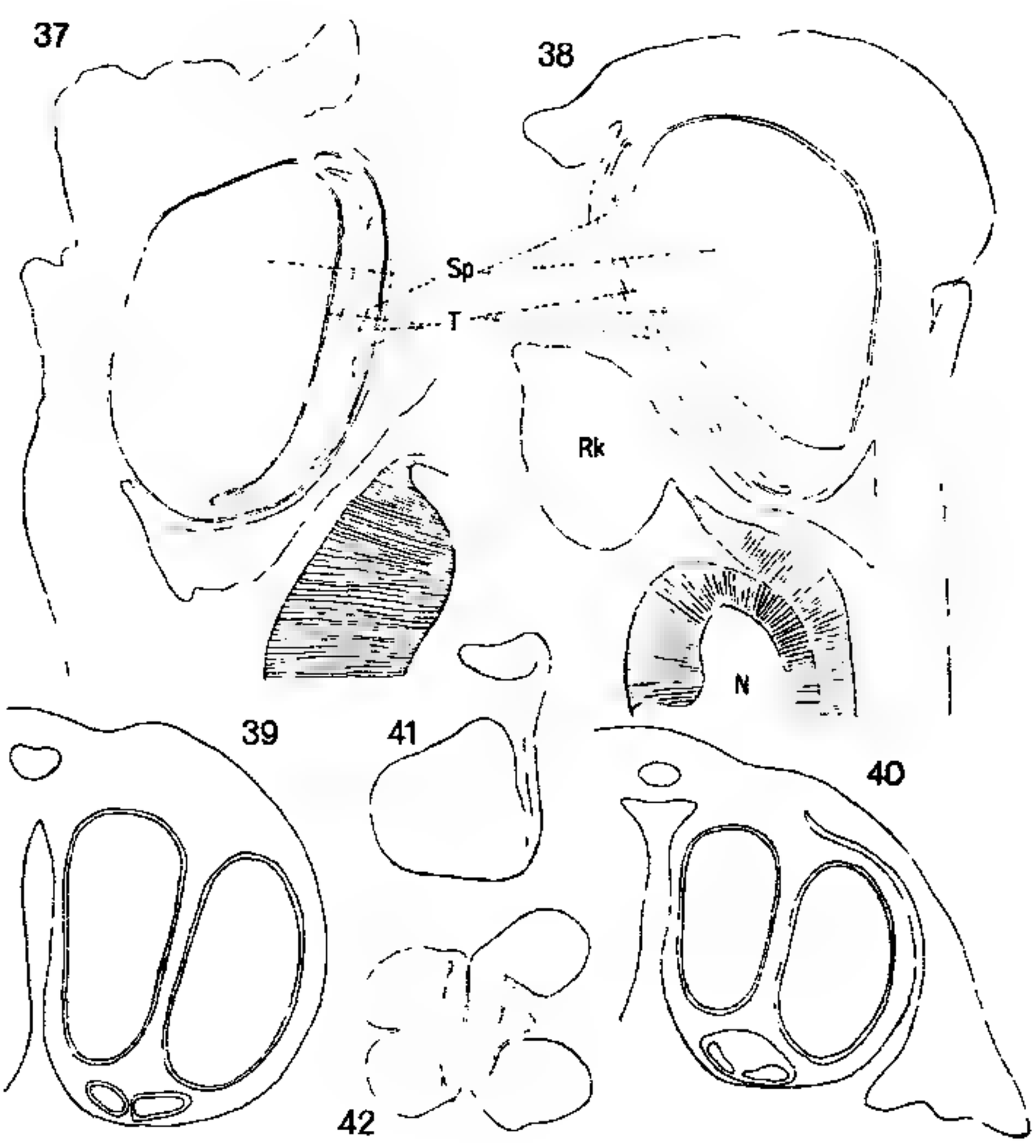


Fig. 37—40. Laeliinae.

37. Cattleya Bowringiana Veitch. Längsschnitt durch die Anthere.
41. Laeliscattleya Wittiana (Cattleya labiata Ldl. Pollinien. Laelia cinnabarina Batem.).
42. Schomburgkia undulata Ldl. Zwei Pollinien einer Theka.
38. Encyclia adenocarpa Schltr. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.
39—40. — — Querschnitte durch eine Antherenhälfte.
39. — — In der Mitte.
40. — — Am unteren Ende der Pollinien.

Sp = sporogenes Gewebe.
T = Tapete.

Es fand sich bei den bislang besprochenen Formen überall an den Partien des sporogenen Gewebes, die als Caudiculae ausgebildet waren, durchwegs die Tapete verbreitert, nur daß die Verbreiterung zustande kam durch Zellvergrößerung der einschichtigen Tapete. Hier aber ist die große Mächtigkeit der Tapete erreicht durch Vielschichtigkeit. Es hat sich bei den bislang besprochenen Formen ferner gezeigt, daß überall da, wo die Vergrößerung der Tapete eintrat, eine deutliche Reduktion des sporogenen Gewebes damit parallel ging. Doch erschien dieses überall noch aus Pollenzellen gebildet, die sich hinsichtlich ihrer Ausbildung in nichts unterschieden von denen der Pollinien-Hauptmasse und somit wohl als funktionstüchtig anzusprechen sind. Bei Cattleya jedoch ist die Reduktion des sporogenen Gewebes soweit vorgeschritten, daß es innerhalb der Caudicula zur Ausbildung eines funktionstüchtigen Pollens nicht mehr kommt. Zwar findet auch hier noch die Reduktionsteilung statt, die gleichzeitig einsetzt mit der innerhalb der Pollinien-Hauptmasse. Später aber, wenn schon in den Pollenzellen der letzteren die Teilung in generativen und vegetativen Kern vollzogen ist, befinden sich die Caudiculartetraden noch im einkernigen Stadium und es ist bei der bereits jetzt aus der eigentümlichen Struktur von Plasma und Kern erkennbaren starken Depression nicht mehr wahrscheinlich, daß es überhaupt noch zu einer weiteren Teilung kommt.

Die Verhältnisse der fertigen Blüte gleichen in allem so sehr denen bei Laelia, daß auch die Pollenübertragung sicher hier wie dort auf die ganz gleiche Weise zustande kommt und es sich erübrigt, auf ihre Schilderung weiter einzugehen.

Mit Cattleya stimmt hinsichtlich der Ausbildung der Anthere im wesentlichen überein Encyclia adenocarpa. Das geht ohne weiteres hervor aus dem Längsschnitt durch die Anthere, den Fig. 38 wiedergibt. Es finden sich wieder die großen, die ganze Anthere im wesentlichen ausfüllenden Pollinien-Hauptmassen und ihnen vorgelagert jeweils eine Caudicula. Die letztere indes unterscheidet sich in ihrer Ausbildung von der von Cattleya insofern, als im alleruntersten Teil das sporogene Gewebe in der Caudicula ganz verschwindet und der sehr breiten Tapete Platz macht und die beiden Caudiculae jeder Theka, die zwar in ihren oberen Partien frei sind, sehr bald, wenn auch nicht mit ihrem sporogenen Gewebe, so doch mit ihrer Tapete in eins verschmelzen. Die Ausbildung der Pollenzellen konnte bei Encyclia infolge Materialmangels nur bis zum Synapsisstadium verfolgt werden, bis wohin die Zellen der Pollinien-Hauptmasse und der Caudicula keinen Unterschied erkennen ließen. Würde es auch hier letzten Endes wieder zu

Funktionsuntüchtigkeit des Caudicularpollens führen, so würde Encyclia auf dem von Cattleya eingeschlagenen Weg noch einen Schritt weiter gegangen sein. Beide Fälle wären ausgezeichnet durch Funktionsuntüchtigkeit des Caudicularpollens, bei Encyclia aber liegt insofern noch eine weitere Reduktion vor, als es im unteren Teile der Caudicula zur Ausbildung von sporogenem Gewebe überhaupt nicht mehr kommt.

Epidendrum radicans[1]) schließt sich hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien eng an die Gattung Encyclia an. Auch hier findet sich wieder die Zusammenfassung der zwei Caudiculae in der Theka durch Vereinigung der beiden Tapeten, auch hier kommt es in der alleruntersten Partie der Caudiculae nicht mehr zur Ausbildung von sporogenem Gewebe.

Wenn so im allgemeinen zwischen den beiden Formen Übereinstimmung herrscht, so ergibt sich ein Unterschied hinsichtlich der plasmatischen Verhältnisse in den Tapetenzellen. Während Epidendrum ähnlich wie Cattleya und die übrigen bisher untersuchten Formen Tapetenzellen mit feinkörnigem Plasma besitzt, zeigt Encyclia in seiner Tapete ein kristallhelles Plasma.

Es ist schon jetzt überaus wahrscheinlich, und wird durch die weitere Darstellung noch wahrscheinlicher zu machen sein, daß wir in den Tapetenzellen und vornehmlich in denen, die durch Volumenvergrößerung oder Schichtenverstärkung auffallen, die Trägerinnen jener Klebstoffe zu sehen haben, die unter dem Namen Viszin bisher zusammengefaßt wurden. Ob sich auf Grund der verschiedenen plasmatischen Beschaffenheit der eben beschriebenen Tapeten schließen läßt auf eine chemische Verschiedenheit des von ihnen gelieferten Viszins, muß dahingestellt bleiben.

Am Ende der Betrachtung der zur Untersuchung zur Verfügung stehenden Laeliinen angelangt, ergibt sich die Frage, ob es möglich ist, die beiden hier geschilderten Typen, deren einen Repräsentanten wir in Laelia, deren anderen in Cattleya sehen können, miteinander in Zusammenhang zu bringen und ob verwandte Formen einen Übergang zwischen den beiden bilden. Daß der allgemeine Ausgangspunkt der hier vorliegenden Formen wieder in einem einheitlich geschlossenen Pollinium zu sehen ist, ist einerseits durch die Übereinstimmung der Pollinien von Laelia und Schomburgkia mit denen von Nephelaphyllum, anderseits durch die Ableitung des Nephelaphyllum polliniums von einheitlich geschlossenen Pollinien genügend bewiesen. Ein weiterer

[1]) Pav.

Beweis ergibt sich aus der Gattung Leptotes. Hier findet sich nach den Angaben bei Pfitzer in jeder Theka außer einem geteilten Pollinium, ähnlich dem von Laelia, noch ein einheitlich geschlossenes Pollinium.

Nun ist bei Betrachtung der früheren Formen gezeigt worden, daß die Bildung eines nicht mehr einheitlich geschlossenen Polliniums zustande kommt durch Einwucherung sterilen Gewebes, in die ursprünglich einheitliche Masse sporogenen Gewebes. Indem diese Einwucherung in den bisker betrachteten Fällen jeweils in der Mitte des Pollenfaches stattfand, resultierten Pollinien, deren beide Hälften annähernd gleich groß waren. Stellen wir uns vor, es fände die Einwucherung sterilen Gewebes nun nicht gerade in der Mitte des Polliniums statt, so wie das bei den Formen um Laelia im allgemeinen der Fall ist, so müßte erster Schritt in dieser Richtung sein, das Zustandekommen eines Polliniums mit einem etwas größeren und einem etwas kleineren Halbpollinium. Das ist, wenn wir die Sache genau untersuchen, schon der Fall bei Laelia selbst; es ist hier das der Antherenspitze zugewandte Halbpollinium ein wenig kleiner wie das Halbpollinium im unteren Teil der Anthere, und wenn die Stelle der Einwucherung sterilen Gewebes nun ganz gegen die Spitze des Polliniums verschoben wird, so wird sich schließlich eine Form ergeben, die der des Cattleya-Polliniums entspricht.

Übergänge finden sich bei weiteren Arten. Der Bastard Laeliocattleya Wittiana (Cattleya labiata × Laelia cinnabarina) besitzt Pollinien, deren untere Hälfte gut doppelt so groß ist wie die obere (Fig. 41). Ähnliche Fälle scheinen nach den Angaben Pfitzers vorzuliegen bei den Gattungen Brassavola und Homalopetalum; auch hier sollen je ein kleineres und ein größeres Pollinium einer Caudicula angeheftet sein. Schließlich scheinen die Gattungen Hormidium und Lanium hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien sich Cattleya zu nähern; nur liegt, soviel nach den Angaben Pfitzers sich vermuten läßt, gegenüber Cattleya insofern eine Reduktion vor, als offenbar die Caudicula hier nicht die Länge des zugehörigen Polliniums erreicht, wie das ja bei Cattleya der Fall ist, sondern nur als kurzer Stummel dem Pollinium angefügt ist (Pollinien fast ohne Anhängsel).

Mit einer derartigen Form wäre dann beinahe das angenommene Ausgangsstadium erreicht; es ist nur die Annahme eines völligen Schwundes der bei Hormidium und Lanium sehr reduzierten Caudicula zu machen, um schließlich wieder zu einem einheitlich geschlossenen Pollinium zu gelangen.

Ponerinae.

Innerhalb dieser Gruppe finden sich Formen, die sich hinsichtlich der Ausbildung ihrer Pollinien eng anschließen an bereits behandelte Gruppen. Das ist der Fall bei

Arpophyllum giganteum. Wie der Längsschnitt (Fig. 46) durch die Anthere zeigt, weist die Gattung enge Übereinstimmung mit Eria floribunda auf. Auch hier findet sich wieder die Aufteilung der vier Pollinien in je zwei Halbpollinien, die durch ein schmales Band sporogenen Gewebes verbunden sind. Die Frage betreffend, ob diejenige Stelle der Anthere, an welcher das die zwei Halbpollinien verbindende Band umbiegt, als Spitze oder weit vorgezogene Mittelpartie der Anthere anzusehen ist, so lieferte die Entwicklungsgeschichte den Beweis für die

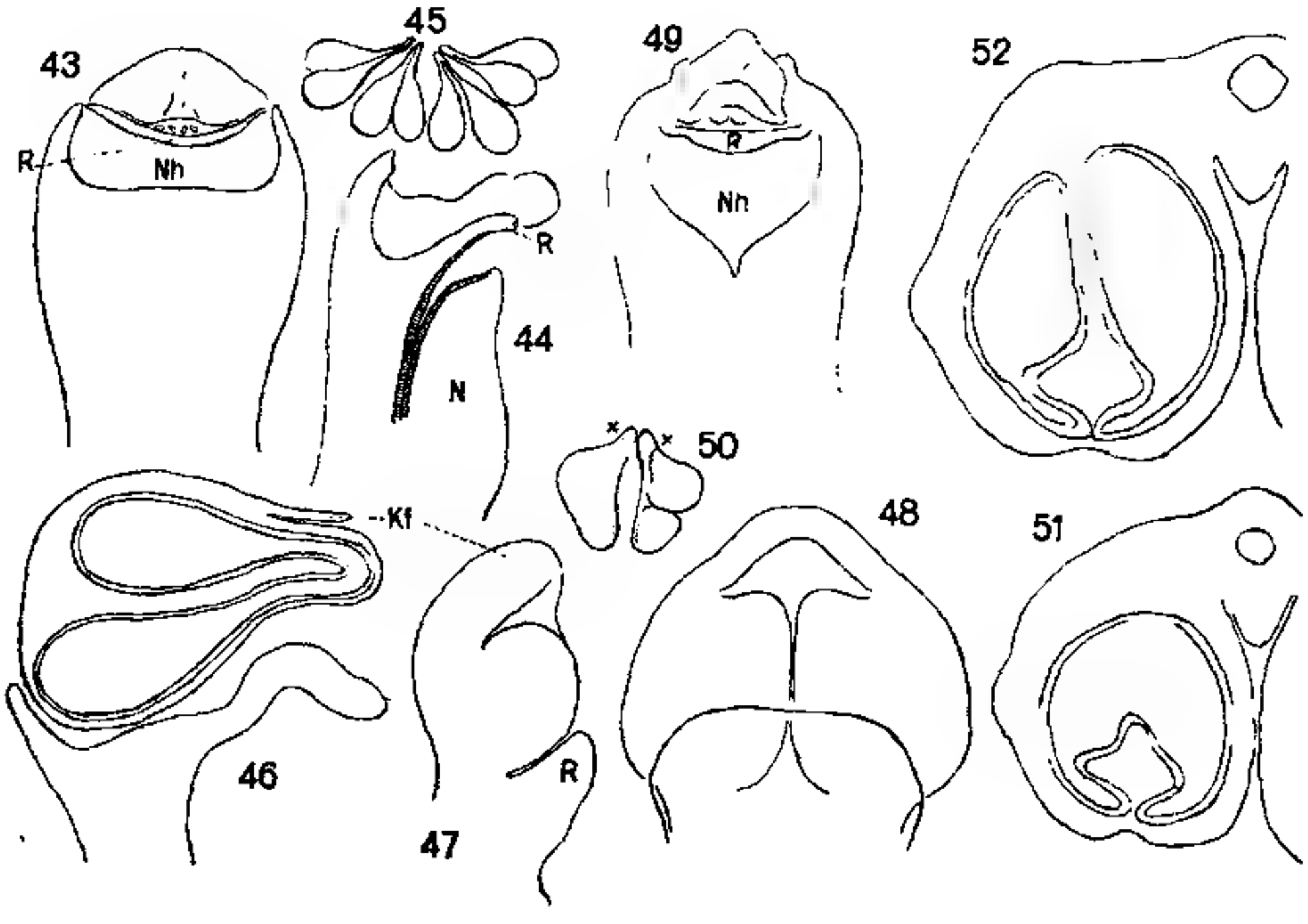


Fig. 43—52. **Ponerinae.**

43—48. Arpophyllum giganteum Lell.
43. — — Gynostemium einer geöffneten Blüte, von vorn.
44. — — Desgl., Längsschnitt, Anthere abgenommen.
45. — — Die vier Pollinien einer Anthere. 43—45 in gleicher Vergr.
46. — -- Längsschnitt durch die Anthere einer Knospe.
47. — — Sehr junges Stadium } der Entwickelungsgeschichte der Anthere.
48. — — Etwas älteres Stadium }
49—52. Coelia bella Rchb.
49. -- — Gynostemium einer geöffneten Blüte, von vorn.
50. — — Pollinien einer Theka freipräpariert. Gleiche Vergr.
51—52. — — Querschnitte durch eine Antherenhälfte.
51. — — Am oberen Ende der Pollinien.
52. — — Ungefähr im ersten Drittel der Höhe der Pollinien.

Richtigkeit der letzteren Auffassung. Fig. 47 und 48 zeigen deutlich. die zunächst fast noch vollständig aufrechte Anthere mit dem noch aufrechten, kräftig entwickelten Konnektivflügel, während auch hier bereits der Teil der Anthere, der das sporogene Gewebe trägt, stark vorgezogen ist.

Die Gattung ist ferner beachtenswert durch die Art der Rostellausbildung. Während sonst die Rostellklebmasse stets einen großen Teil der oberen Partie der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums einnimmt, ist hier das Auftreten der klebstoffliefernden Zellen beschränkt auf die kleine Partie unmittelbar an der Rostellspitze (Fig. 44). Auch sonst ist die Umbildung des Rostellums nicht so bedeutend, man dürfte sich nur das Rostellum statt über die Narben nach der anderen Seite hin umgeschlagen und etwas verschmälert und verkürzt denken. um eine völlige Übereinstimmung mit den beiden funktionstüchtigen Narben zu erhalten. Auffallend ist übrigens bei dieser Gattung der äußerst enge Narbeneingang. Zwar scheint sich das Rostellum nach Abnahme der Pollinien leicht nach oben zu krümmen und so die Öffnung in die Narbenhöhle ein wenig zu erweitern, andernteils ist selbst dann noch die Öffnung so klein, und vor allem die Narbenschleimmasse so sehr versteckt, daß, falls hier die Pollenübertragung überhaupt stattfindet, die Pollinien förmlich in die Narbenhöhle hineingestopft werden müssen, um mit den Narben in Berührung zu kommen.

Coelia triptera[1]) schließt sich hinsichtlich der Ausbildung des Polliniums ganz an Arpophyllum an, so daß darauf weiter einzugehen überflüssig erscheint. Dagegen sei Coelia bella eingehender besprochen. Was zunächst die fertigen Pollinien betrifft, so besitzt jede Theka je ein aus einer einheitlichen Masse von Pollenzellen gebildetes Pollinium neben einem, bei dem es innerhalb der Pollenmasse wieder zur Durchteilung in zwei Hälften kommt, wobei allerdings die Einwucherung des sterilen Gewebes nur horizontal verläuft und nicht auch noch in vertikaler Richtung erfolgend eine Trennung in Caudicula und eigentliches Pollinium verursacht. Immerhin könnte man auch hier. wenn auch nicht im Sinne einer räumlichen Trennung von einer Art von Caudicula sprechen. Der Querschnitt (Fig. 52) zeigt deutlich, wie die Pollinien-Hauptmasse nach vorn zu sich plötzlich ganz bedeutend verschmälert, während die Tapete ein wenig an Umfang gewinnt. In der Art, wie hier die Pollentetraden, nur locker zusammengefügt aneinanderhaften, ist eine weitere Übereinstimmung mit den bisher be-

1) Cogn.

trachteten Caudiculae zu sehen. Dabei erinnert der Querschnitt in Fig. 52 sehr an den Querschnitt durch die Anthere von Nephelaphyllum (Fig. 26—28); es bedarf bei Coelia, an der Stelle, wo das sporogene Gewebe so plötzlich sich so stark verschmälert. nur eines völligen Obliterierens des sporogenen Gewebes, um das Nephelaphyllum-Pollinum und damit die Caudiculabildung zu erreichen.

Abgesehen von dieser primitiven Ausbildung der Caudicula ist Coelia bella noch dadurch interessant, daß bei ihr im obersten Teil der Anthere die Vereinigung der beiden Pollinien jeder Theka an deren hinteren Flanken stattfindet. Der Querschnitt Fig. 51 zeigt deutlich, wie an den hinteren Enden der beiden Pollinien die Vereinigung des sporogenen Gewebes zu einer einheitlichen Masse zustande gekommen ist. Diese Verbindung ist bei der Präparation der beiden in Fig. 50 abgebildeten Pollinien getrennt worden; die beiden X···X bezeichnen die Stelle der ursprünglichen Vereinigung.

Phajinae.

Hinsichtlich der Ausbildung des Gynostemiums zeigen die Gattungen der Phajinae viel gemeinsame Züge mit denen der Laeliinae. Was zunächst die Art und Weise der Pollenanheftung an ein die Blüte besuchendes Insekt und die Übertragung des Pollens auf die Narbe einer anderen Blüte betrifft, so herrscht hierin, worauf auch Darwin hingewiesen hat, weitgehende Übereinstimmung. Auch hier wird infolge der Deckung von Pollinien und Rostellum durch den Konnektivflügel der Anthere das Insekt erst auf seinem Rückzuge aus der Blüte mit der

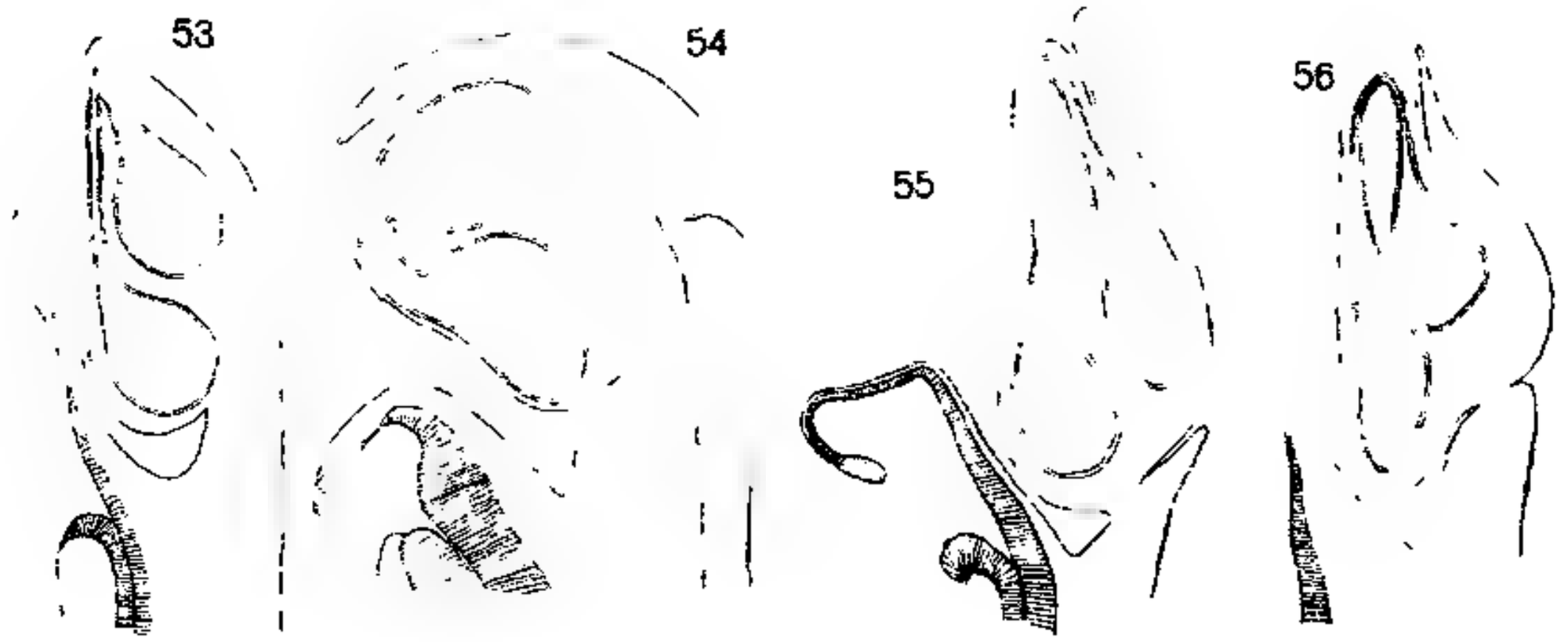


Fig. 53—56. **Phajinae.**

53. Phajus Wallichii Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium.
54. Chysis bractesceus Ldl. Desgl.
55. Calanthe pulchra Ldl. Desgl.
56. Acanthephippium sylhetense Ldl. Desgl.

Klebmasse des Rostellums in Berührung kommen, sich damit behaften und bei weiterem Aufbiegen des Rostellums auch die Anthere aufbiegen und an den offenen, die Pollinien mit der Caudicula nach außen darbietenden Theken vorbeistreifend sich die Pollinien anheften. Dabei wird auch hier die Anheftung der Pollenmasse, abgesehen von der Wirksamkeit der Rostellklebmassen, wesentlich gefördert durch die starke Klebrigkeit und Schmiegsamkeit der Caudiculae, zu deren Bildung es auch hier wieder kommt.

Phajus Wallichii zeigt in der Ausbildung der Pollinien noch viel Übereinstimmung mit den Formen um Laelia; auch hier (Fig. 53) findet die Aufteilung jedes Polliniums in zwei Hälften statt, nur daß die untere Hälfte ganz allmählich sich zuspitzend in die Caudicula übergeht, während im oberen Teil ähnlich wie bei Laelia das Pollinium mit spitzem Winkel an die Caudicula ansetzt; dabei ist die Caudicula noch über die Anheftungsstelle des Polliniums hinaus ausgedehnt.

Klar und an bekannte Formen anknüpfend liegen die Verhältnisse auch bei Acanthephippium sylhetense. Der Längsschnitt, den Fig. 56 wiedergibt, zeigt viele Übereinstimmung mit dem von Isabelia virginalis. Es ist anläßlich der Betrachtung dieser Form bereits darauf hingewiesen worden, daß die Gestaltung ihrer Anthere einen Übergang bildet zu Formen mit sehr extremen Entwicklung in der Vor- und Aufwölbung der Antherenvorderseite. Es läßt sich Isabelia selbst unschwer durch die Brücke über Neolauchia von Formen, wie sie Laelia selbst vertritt, ableiten. Es handelt sich bei Isabelia um eine Anthere, deren Vorderseite, besonders im oberen Teil stark im Wachstum gefördert, weit vorgewölbt ist. Bei Acanthephippum ist die Sache ins Extrem getrieben; der obere Teil der Anthere ist dermaßen stark gegenüber dem unteren Teil entwickelt, daß er, bei rein vertikaler Stellung der Anthere, in der Knospe nicht Platz fände; es tritt eine erhebliche Rückwärtsbiegung der Anthere ein und der obere Teil der morphologischen Vorderseite der Anthere wird zur Spitze. Gleichzeitig tritt eine bedeutende Verlängerung des Konnektivflügels ein.

Calanthe pulchra zeigt ähnliche Verhältnisse; auch hier ist die Anthere stark nach rückwärts gebogen, auch hier entspricht die scheinbare Antherenspitze in Wirklichkeit der weit ansgezogenen Vorderseite der Anthere (Fig. 55).

Übrigens wird die in der Knospenlage nach hinten übergeneigte Stellung der Anthere in der fertigen Blüte nicht behalten. Es wurde bereits mehrfach gezeigt, daß in der fertigen Blüte die Anthere sich gegen das Rostellum neigt; das ist auch hier der Fall. Es handelt sich eben,

bildlich gesprochen, letzten Endes immer darum, die Caudiculae, die, vermöge ihrer erhöhten Klebrigkeit und infolge ihrer fädigen Beschaffenheit, leichter an den die Blüte besuchenden Tieren haften bleiben als die große Masse der Pollinien, möglichst unmittelbar über die Klebmasse des Rostellums zu bringen, eine Lage, die in all den Fällen, wo das Rostellum annähernd wagrecht zur Längsachse des Gynostemiums liegt, gewöhnlich durch die Neigung der Anthere gegen das Rostellum erreicht wird.

Daneben zeigen die Verhältnisse bei Isabelia, Acanthephippium und Calanthe mit eindringlicher Deutlichkeit die Korrelation, die besteht zwischen der Anthere und dem Rostellum einerseits, andererseits auch zwischen den einzelnen Teilen dieser Organe. Entsprechend der großen Vorwölbung der Antherenvorderseite ist einerseits auch das Rostellum mächtig weit ausgezogen, andererseits entsprechend der mit der weiten Vorwölbung der Antherenvorderseite verbundenen Exposition der Caudiculae ist auch der Konnektivflügel an der Anthere wie ein schützendes Dach weit ausgezogen.

Bezüglich der Klebmasse, so ist sie bei Calanthe, wie auch bei den übrigen Phajinen nicht verschieden von allen bisher betrachteten Formen; es handelt sich in sämtlichen Fällen auch hier wieder um die Bildung einer lockeren flackigen Masse. Wenn Darwin von einer Vandee Calanthe masuca spricht, deren Rostellklebmasse sich als Ganzes mitsamt den Pollinien entferne, so handelt es sich bei dieser Form sicher nicht um eine Calanthe-Art, in der Fassung der Gattung entsprechend der modernen Nomenklatur, sondern wohl um eine Form, die zu der Gruppe der Glomerinen zu stellen ist.

Chysis bractescens. Wenn bei den bisher untersuchten Vertretern der Gruppe die Form der Pollinien sich leicht von den Verhältnissen bei den Laeliinen ausgehend verstehen läßt, so bietet die jetzt zu betrachtende Gattung einen etwas komplisierten Fall dar. Pfitzer spricht von acht Pollinien, die sehr eigentümlich geformt einer breiten Platte aus Caudicularsubstanz aufliegen. Das ist schon insofern nicht richtig, als „die Platte aus Caudicularsubstanz“ gar kein einheitliches Gebilde ist, sondern zustande kommt durch Verklebung der beiden Caudiculae, welche die zweimal zwei Halbpollinien jeder Theka verbinden und welche unter sich, nach Öffnung der Anthere, leicht verkleben, wie das übriges auch bei den Caudiculae einer Laelia oder Cattleya oder ähnlicher Formen der Fall ist. Nun ist die Ausbildung der Caudiculae hier allerdings insofern von der bei Laelia verschieden, als es sich hier nicht handelt um ein bandartiges Stück sporogenen

Gewebes. das rings umgeben ist von einer mehr oder minder breiten Tapetenschicht, sondern als bei Chysis das Pollinium, ebenso wie es bei Coelia bella der Fall war, sich ganz allmählich nach vorne verschmälert, während die Tapete eben an diesen Stellen etwas an Größe zunimmt, um letzten Endes eben diesen Stellen wieder erhöhte Klebrigkeit zu verleihen. Dazu kommt noch, daß an den Stellen, wo die Verschmälerung sich seigt, zugleich auch die Auflockerung in der Pollenmasse beginnt; nicht derart zwar, daß, ähnlich wie das bei den Polychondreen der Fall ist, die einzelnen Tetraden unter sich ohne festere Verbindung sind, sodern in dieser Weise. daß größere Bruchstücke zusammenhängender Tetradenmassen untereinander die Verbindung verlieren. Es ist somit das einzelne Pollinium ein von hinten her tief eingebuchtetes Gebilde, dessen vordere Hälfte, von äußerst lockerem Gefüge und in Zusammenhang mit der Verbreiterung der Tapete größerer Klebrigkeit ist, und somit caudicularen Charakter besitzt, ohne daß es hier zu einer präzisen Trennung in Pollinium und eigentliche Caudicula gekommen wäre.

Pleurothallidinae.

Die Gruppe ist insofern vom Interesse, als sie im Verhältnis zu den bisher betrachteten Formen schon was die Blütenform im allgemeinen betrifft, als stark abgeleitet zu betrachten ist, und daß mit dieser besonderen Entwicklung der Gesamtblüte parallel geht eine eigentümliche Entwicklung der Pollinien, mit der sich noch eine erhebliche Reduktion des sporogenen Gewebes verbindet.

Es ist den bisher betrachteten Formen allen gemeinsam gewesen die kräftige Entwicklung des medianen Petalums, der Lippe, im Gegensatz zu der im allgemeinen gleichmäßigen Gestaltung der übrigen Perigonblätter, die nur bei den Laeliinen allmählich zu einer größeren Ausbildung der seitlichen Petalen gegenüber den Sepalen führte. Bei den Pleurothallidinen dagegen zeigt sich in der charakteristischen Ausbildung der Blüte, der kräftigen die ganze Gestalt der Blüte bestimmenden Entwicklung der Sepalen und der starken Reduktion der seitlichen Petalen und sogar der Lippe, deutlich die Entwicklung nach einer bestimmten, von der der bisher betrachteten Formen abweichenden Richtung. Hand in Hand mit dieser Entwicklungsrichtung der Blüte im allgemeinen geht im besonderen noch eine abweichende Ausbildung der Pollinien. Dabei ist beachtenswert, daß die Gattung Octomeria, eine Form der Pleurothallidinen, die den bisher betrachteten Gruppen, und besonders den Laeliinen noch verhältnismäßig nahesteht und von manchen Systematikern,

nach des Verfassers Ansicht allerdings nicht mit Recht, sogar der Gruppe nicht mehr zugerechnet wird, ebenso hinsichtlich der morphologischen Verhältnisse der Blüte im allgemeinen, als auch hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien im besonderen eine Übergangsstellung einnimmt.

Octomeria grandiflora. Die Gattung ist bekanntlich ausgezeichnet durch die gleichmäßige Ausbildung der Sepalen und lateralen Petalen, nähert sich also noch den zuletzt betrachteten Formen. Das ist der Fall auch hinsichtlich der Ausbildung ihrer Pollinien. Die Anthere (Fig. 57) zeigt wieder die tief geteilten Pollinien, wie sie in

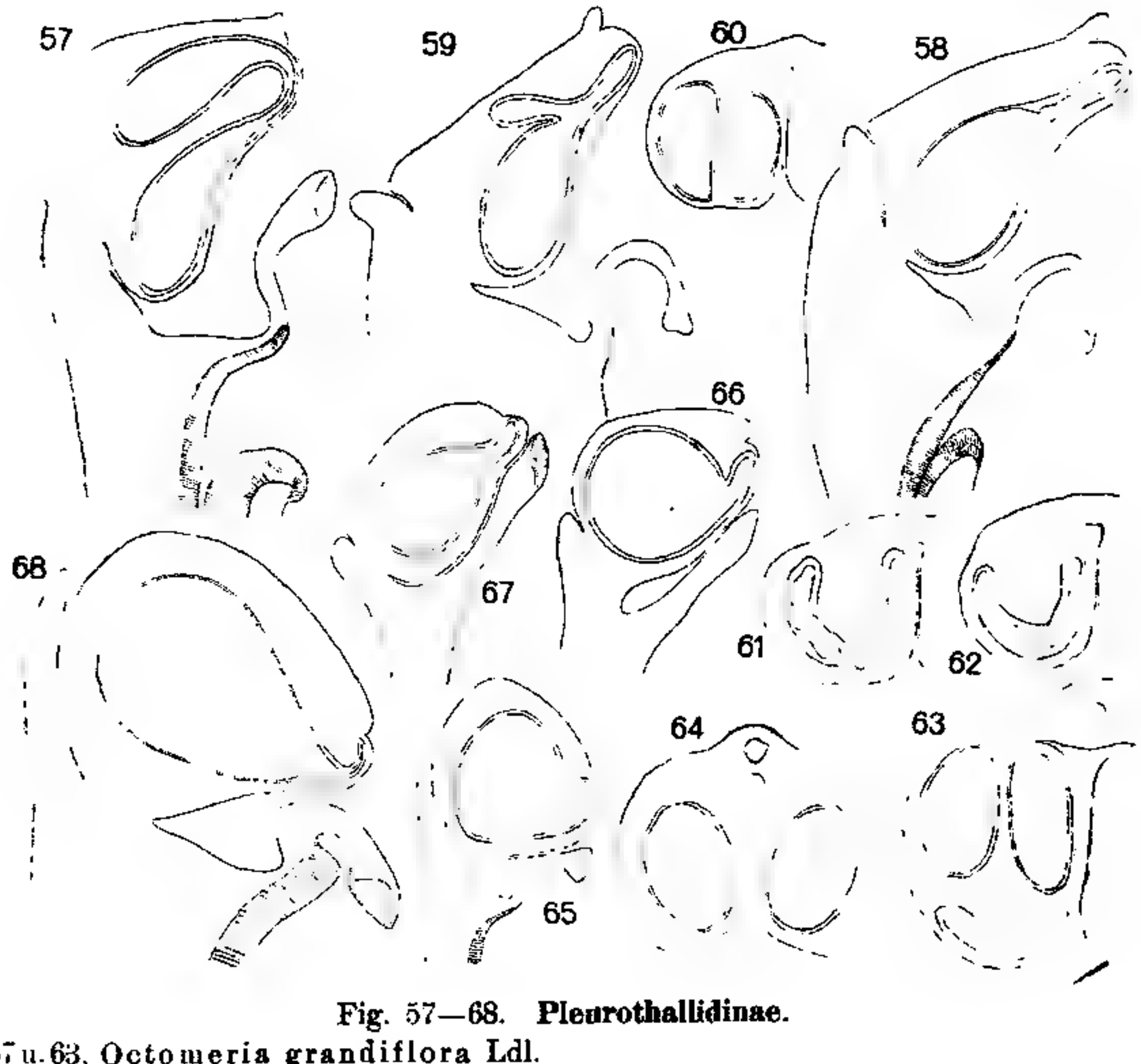


Fig. 57—68. Pleurothallidinae.

57 u. 63. Octomeria grandiflora Ldl.
57. Längsschnitt durch das Gynostemium.
63. Querschnitt durch die Anthere in ungefähr zwei Drittel der Höhe.
58—62. Restrepia autennifera H.
58—59. Längsschnitte durch das Gynostemium.
60—62. Querschnitte durch die Anthere, in verschiedener Höhe, von unten nach oben.
64 u. 67. Stelis micrantha Sw. (Fig. 60 weniger stark vergr. als Fig. 61 und 62.
64. Querschnitt durch die Anthere.
67. Längsschnitt durch das Gynostemium.
66. Pleurothallis crassipes Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium.
65. Scaphosepalum ochthodes Pfitzer. Desgl. durch das Gynostemium.
68. Masdevallia macrura Rchb. Desgl.

den zuletzt betrachteten Gruppen sich immer wieder fanden. Dabei ist auch hier kein Zweifel, daß die Stelle, an der die Caudicularbänder. welche die Halbpollinien verbinden, umbiegen, wieder nicht der morphologischen Spitze der Anthere, sondern dem oberen vorgezogenen Teil der Antherenvorderseite entspricht. Das geht unmittelbar durch Vergleich mit entsprechenden Formen der früher betrachteten Gruppen, nicht zuletzt auch aus der charakteristischen Stellung des Konnektivflügels hervor.

Querschnitte durch die Anthere zeigen, daß die beiden Pollinien einer Theka da, wo sie sich zu den Caudicularbändern verschmälern. in eins zusammenfließen (Fig. 63); eine derartige Vereinigung der Pollinien einer Theka durch Verschmelzung der Caudiculae war bei mehreren der bisher untersuchten Formen bereits vorhanden; vgl. Eria javanica, Epidendrum und Encyclia; überall handelt es sich indes nur um ein Zusammenfließen der beiden Caudiculartapeten. Hier bei Octomeria dagegen ist es auch zu einer Vereinigung des sporogenen Gewebes selbst gekommen. Theoretisch ist die Sache insofern von Bedeutung, als wir einen Vorgang, der uns bei Coelia bella begegnete und der bei den Formen der dritten Hauptgruppe immer wieder sich finden wird, die Verschmelzung der beiden Pollinien einer Theka bereits hier angedeutet sehen.

Restrepia antennifera. Die Gattung steht insofern Octomeria noch nahe, als sich auch bei ihr im Gegensatz zu den meisten übrigen Pleurothallidinen die Pollinien noch in Vierzahl (Fig. 60 und 61) finden. Auch hier tritt wieder in dem kaudikulararartig verlängerten Teil des Polliniums die Verschmelzung des sporogenen Gewebes auf, ganz ebenso, wie das für Octomeria gezeigt wurde (Fig. 62).

Was die Form der Pollinien betrifft, so ergibt der Vergleich des Längsschnittes in Fig. 58 mit dem der Anthere von Octomeria (Fig. 57) ohne weiteres, daß es sich bei Restrepia um eine Form handelt, die im Vergleich zu Octomeria als stark reduziert anzusehen ist. Vergleicht man die relative Größe der beiden Antheren, so ergibt sich ohne weiteres, daß die Anthere von Restrepia erheblich schmäler und kleiner ist, als die von Octomeria, eben gerade um den Teil, den die bei Restrepia fehlende obere Hälfte des Octomeria-Polliniums eingenommen hätte. Daß das Restrepia-Pollinium nur der einen und unteren Hälfte des Octomeria-Polliniums entspricht, erscheint somit äußerst wahrscheinlich.

In den untersuchten Antheren fanden sich, und zwar jeweils auf der Innenseite der Theka, Pollinien von der Form, wie sie Fig. 59

wiedergibt. Ob es sich hierbei um irgendwelche Anomalien handelt, oder, was wahrscheinlicher ist, um den letzten Hinweis auf eine im phylogenetischen Sinne ursprünglich beträchtlichere Größe des sporogenen Gewebes des Polliniums muß dahingestellt bleiben.

Den nun folgenden Formen ist gemeinsam die Reduktion der Pollinien auf je eines innerhalb einer Theka (Fig. 64).

Was die Gestalt der Pollinien betrifft, so schließt sich Stelis micrantha (Fig. 67) am meisten an die bei Restrepia gefundene Form an; auch hier läuft das Pollinium wieder in eine schmale Spitze aus, während gleichzeitig die Tapete sich etwas verbreitert, auch hier liegt der Gedanke nahe, in dem Pollinium von Stellis wieder die noch erhaltene untere Hälfte des Octomeria-Polliniums zu sehen.

Es muß diese Annahme natürlich solange lediglich Annahme bleiben, bis es gelingt eine Form zu finden, die einen klaren Übergang zwischen beiden Formen bildet. Anderenteils hat die oben gegebene Annahme einer Reduktion von vornherein viel Wahrscheinlichkeit für sich; wenn man bedenkt, daß auch die Pollinien in ihrer Gesamtzahl auf zwei reduziert sind, eine Eigentümlichkeit, die auch sonst bei der Mehrzahl der Vertreter der Gruppe sich findet, so ist die Annahme, daß die Gruppe in ihrer Gesamtheit Reduktionstendenz aufweist, gerechtfertigt. Schließlich spricht auch die — natürlich relativ aufzufassen — geringe Größe der Anthere wieder für die Reduktion. Bei der erheblich geringeren Größe der Anthere bleibt, bildlich gesprochen, gar kein Platz mehr für die bei Octomeria noch vorhandene zweite und obere Hälfte der Pollinien.

Pleurothallis crassipes gehört im Gegensatz zu einer Anzahl anderer Pleurathallis-Arten, deren Anthere noch vier Pollinien besitzt, zu der Gruppe mit nur zwei Pollinien. Die Form der Pollinien betreffend, so weicht die Gattung insofern von Stelis und Restrepia ab, als man von einer eigentlichen Reduktion des sporogenen Gewebes nicht sprechen kann. Ein Vergleich der Pleurothallis-Anthere (Fig. 66) mit der von Restrepia (Fig. 58) zeigt ohne weiteres die relativ erheblichere Ausdehnung des sporogenen Gewebes in der Anthere der ersteren. Nun handelt es sich bei Pleurothallis zweifellos, ebenso wie bei Restrepia und Stellis, — und die Sache gilt auch für die noch zu besprechenden Gattungen Masdevallia und Scaphosepalum, — um die völlige Rückbildung der oberen Hälfte eines urprünglich wie bei Octomeria tief geteilten Polliniums. Dafür spricht der kleine Kaudikularstummel am vorderen Ende des Polliniums. Nur ist hier nicht von einer direkten Reduktion zu sprechen, in dem Sinne, daß sporogenes

Gewebe völlig unterdrückt worden wäre und sich nur ein Gebilde erhalten hätte, das nicht nur nach seinem morphologischen Wert, sondern auch an Größe nur der Hälfte eines Octomeria-Polliniums — die Größenverhältnisse natürlich nur relativ genommen — entspricht, sondern im Zusammenhang mit der Rückbildung des oberen Halbpolliniums hat die Masse des sporogenen Gewebes des unteren allein noch erhaltenen an Umfang und Größe zugenommen.

Es liegt also hier ein Fall vor, welcher der der Pollinienumbildung bei den Laeliinen völlig parallel geht. Auch dort entsprach das Cattleya-Pollinium morphologisch dem unteren Halbpollinium von Laelia; aber auch dort konnte nicht von einer eigentlichen Reduktion die Rede sein, insofern, als die Masse des Cattleya-Polliniums wieder der der beiden Laelia-Halbpollinien relativ entsprach, und insofern, als bei den Übergangsformen, wie Laelio-Cattleya und anderen in eben dem Maße, als das obere Pollinium sich verkleinert, das untere an Größe zunimmt.

An Pleurothallis schließen sich unmittelbar die Gattungen Scaphosepalum und Masdevallia an. Untersucht wurden Scaphosepalum ochthodes (Fig. 65) und Masdevallia macrura (Fig. 68). Die Form der Pollinien gleicht vollständig der von Pleurothallis. Was die Stellung der Anthere betrifft, so fällt im Verhältnis zu Pleurothallis die starke Vorneigung auf. Was in so zahlreichen Gruppen sich immer wieder findet, daß die in der Knospenlage aufrechte Anthere sich schließlich, in der geöffneten Blüte, annähernd horizontal über das Rostellum lagert, findet sich hier bereits in der Knospe erreicht durch eine entwicklungsgeschichtlich sehr früh zustandekommende Vornüberbiegung der Anthere.

Es liegt schließlich die Frage nahe, ob in den Caudicularstücken, die innerhalb der Gruppe der Pleurothallinen so konstant sich erhalten, lediglich Gebilde vorliegen von dem Charakter eines Rudiments, denn um solche handelt es sich nach den obigen Ausführungen zweifellos, oder ob diesen Rudimenten auch eine biologische Bedeutung zukommt.

Betrachtet man das Gynostemium z. B. einer geöffneten Masdevallia-Blüte, so zeigt sich, wie aus der Anthere, die auf dem stark übergebogenen Rostellum liegt, die beiden Caudicularstummel ein wenig vorstehen. Denkt man sich nun, ein Insekt stieße auf seinem Rückzuge aus der Blüte an das Rostellum, so wird es das Rostellum bei seinem Aufwärtswandern nach oben biegen, wird in eben dem Maße, als es das Rostellum hebt, auch die darüber lagernde Anthere heben, derart, daß schließlich das vordere Ende des Rostellums unmittelbar unter der

Spitze der Anthere und den daraus hervorstehenden Caudiculae sich befindet. Damit ist der Moment gegeben, in dem das mit der Rostellklebmasse beschmierte kleine Insekt an den Caudiculae der Pollinien anstreicht und sie entfernt. Es unterliegt dabei keinem Zweifel, daß die Anheftung der Pollinien an das Insekt leichter vor sich geht, wenn es sich nicht handelt um einfach eiförmige Körper, die resultieren würden, wenn die letzten Kaudikularudimente schwänden, sondern, wenn die geschlossenen Pollinienmassen mit einem fadenförmigen Gebilde versehen sind, das obendrein mit erhöhter Klebrigkeit ausgezeichnet, sich so viel leichter dem behaarten Insektenkörper anheftet. Aus solchen Gesichtspunkten heraus mag es wohl begreiflich erscheinen, daß in so zahlreichen Gruppen auf allen möglichen Wegen die Bildung einer Caudicula erreicht ist und festgehalten wird, eben als ein Faktor von biologischem Werte.

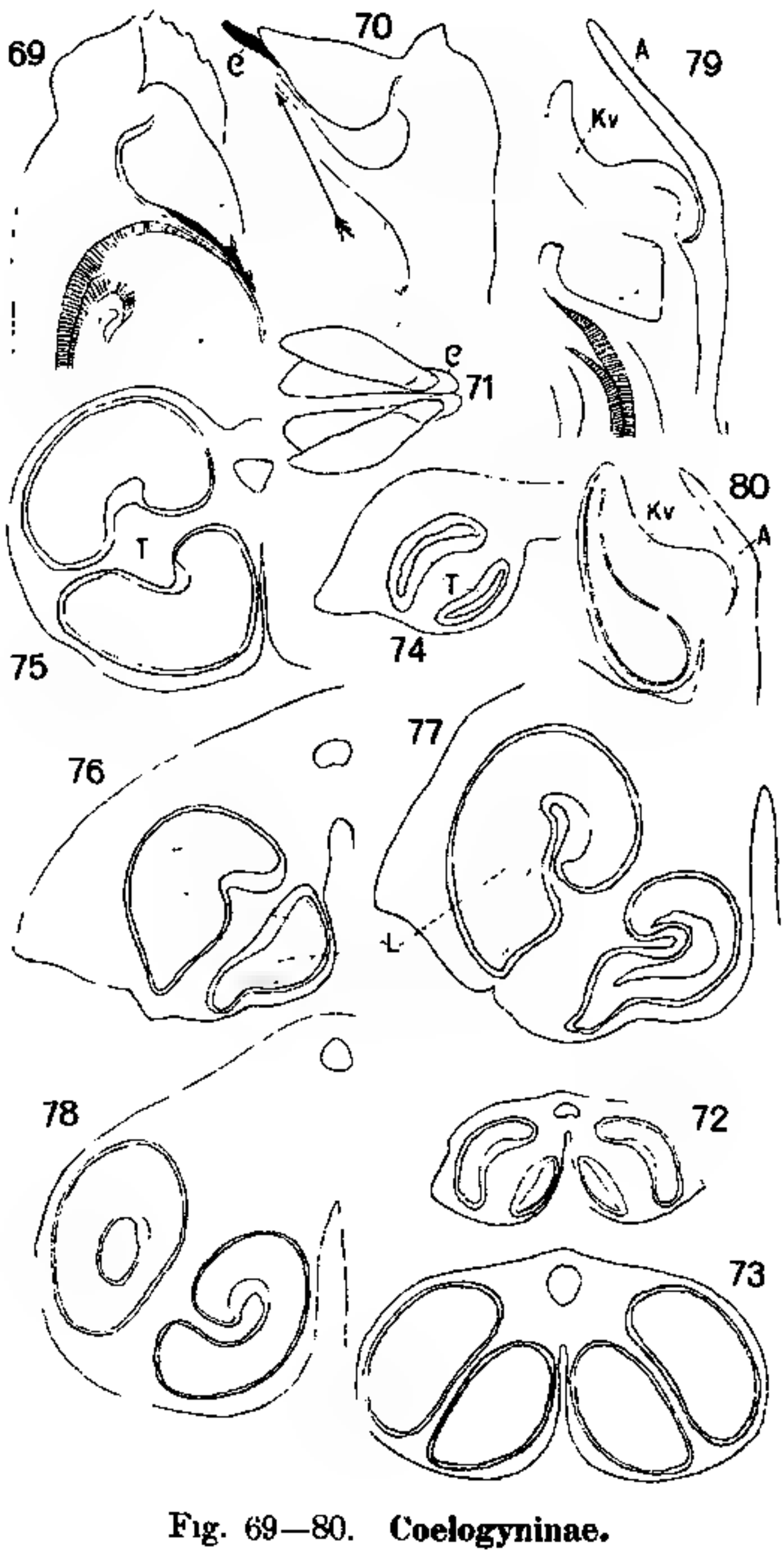
Coelogyniinae.

Die Gruppe steht hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien den bisher betrachteten Gruppen geschlossen gegenüber, wenn sie sich auch in der Art der Ausbildung des Rostellums und den Einrichtungen zum Zwecke der Pollinienanheftung und Übertragung eng anschließt an die bisher untersuchten Formen.

Bekanntlich sind es die Coelogyninae, die Pfitzer immer als Schulbeispiel seiner Acrotonen anführte; wohlweislich, denn bei allen anderen dürfte ihm der Nachweis wohl schwer gelungen sein, daß es sich, wie er indessen meinte, um Formen handelt, deren Caudicula wirklich dem der Spitze der Anthere zugekehrten Ende des Polliniums — und das ist ja der Begriff der Acrotonie —, entspricht. Es dürfte aus den vorausgegangenen Ausführungen klar genug hervorgegangen sein, daß in allen Fällen, in denen eine Caudicula überhaupt ausgebildet war, es sich um einen Teil des sporogenen Gewebes handelt, der der Mitte der Anthere, nie aber der Antherenspitze angehört, so daß von einer Acrotonie im Sinne Pfitzers nie die Rede sein konnte.

Was nun die Coelogyninae betrifft, so möge die Betrachtung beginnen mit einer Form, die hinsichtlich der Ausbildung ihrer Anthere trotz typischer für die Coelogyninen sprechender Charakteristica doch noch verhältnismäßig den Formen nahesteht, die als Ausgangspunkt der verschiedenen Orchideengruppen nach unserer Meinung anzusehen sind, also Formen deren Pollinien als einfache länglich ovale Körper ausgebildet sind.

Coelogyne cristata. Querschnitte durch die in der Knospenlage aufrechte Anthere zeigen, soweit sie durch den unteren Teil der Anthere gehen (Fig. 73), völlige Übereinstimmung mit den Verhältnissen einer beliebigen Angiospermenanthere; die beiden Pollinien jeder Theka



69—73 Coelogyine cristata Ldl.
69. Längsschnitt durch die Säule.
70. Die Säule von der Seite gesehen. Rostellum und Antheren mit Pollinien durch ein in der Richtung des Pfeiles sich zurückziehendes Insekt aufgebogen.
71. Pollinien.
72 73. Querschnitt durch die Anthere, 72. nahe der Spitze, 73 durch die untere Hälfte.
74—75. Pholidota imbricata Ldl. Querschnitte durch die Anthere wie bei 72—73.
76 78. Neogyne Gardeneriana Rchb. Querschnitte durch die Anthere; 76 nahe der Spitze, 77 in der Mitte, 78 nahe dem unteren Ende. Platyclinis filiformis Benth.
79 80. Längsschnitte durch das Gynostemium (79 medianer Längsschnitt).

A = Androklinium.
C = Caudiculartеil der Pollinien.
L = Rißstelle im sporogenen Gewebe.
Kv = Konnektiv.
T = Tapete.

Fig. 69—80. **Coelogyninae.**

sind annähernd gleich groß, ungefähr doppelt so tief als breit. Verfolgt man nun eine Querschnittserie gegen das obere Ende der Anthere zu. so ergibt sich, daß sich die Pollinien mehr und mehr verflachen und zu spitzen (Fig. 72). Dabei verbreitet sich im oberen Teil der Pollinien

die Tapete durch Vergrößerung ihrer Zellen um ein Bedeutendes (s. Taf. X, Fig. 2), eine Erscheinung, die auch hier wieder die erhöhte Klebrigkeit der betreffenden Partie zur Folge hat.

Betrachtet man fertige Pollinien, wie sie Fig. 71 zeigt, so läßt sich an ihnen unterscheiden die Pollinien-Hauptmasse als eine einheitliche, tief-gelbe Masse, gebildet aus den fest aneinandergefügten Pollentetraden, und an ihrem vorderen Ende den wohl auch hier als Caudicula zu bezeichnenden Teil von weißlichgelber Farbe und erhöhter Klebrigkeit. Mit diesem Caudiculartеil kleben die einzelnen Pollinien jeder Anthere nach Öffnung der Theken leicht aneinander.

Was schließlich die Verhältnisse in der fertigen Blüte (Fig. 69) betrifft, so stellt das Rostellum auch hier eine dreieckig zugespitzte Platte dar, die, annähernd horizontal gelagert, sich über den Eingang zur Narbenhöhle wölbt. Auf ihr, aus der ursprünglich aufrechten Stellung in einem Winkel von etwas mehr als 120° nach vorn übergeneigt, liegt die Anthere aus den geöffneten Theken die Caudiculae der Pollinien über den Helm der Anthere hervortreten lassend.

Fig. 70 zeigt die Art, wie die Entfernung der Pollinien vor sich gehen wird; es wird ein auf dem Rückzuge befindliches Insekt die Rostellplatte aufbiegen, dann im weiteren Zurückgehen auch die Anthere heben und die dadurch noch weiter vorspringenden Pollinien sich mittels der stark kleberigen Caudiculae anheften. Dabei scheint die Klebmasse der Rostellplatte nicht erheblich in Betracht zu kommen; sie ist nur sehr schwach entwickelt und trocknet auch offenbar sehr schnell ein.

Ähnliche Verhältnisse, wie die hier geschilderten, finden sich hinsichtlich der Art, wie die Pollinienanheftung voraussichtlich vor sich geht, auch bei den übrigen Vertretern der Gruppe. Auch in der Ausbildung und Form des Rostellums finden sich nur unbedeutende Verschiedenheiten, die übergangen seien. Dagegen zeigen die Pollinien hinsichtlich ihrer Gestalt und Ausbildung noch verschiedene Abweichungen.

Schon innerhalb der Gattung Coelogyne, findet sich in Coelogyne Mayeri[1]) eine Art, die hinsichtlich ihrer Pollinien überleitet zu den im folgenden zu besprechenden Gattungen Neogyne und Pholidotta. Es zeigen die Pollinien in ihrem obersten Teil, gleich wie bei Coelogyne cristata, caudiculare Ausbildung: plattenförmige Gestalt und Ausbildung einer verhältnismäßig breiten Tapete. Gegen die Mitte der Anthere zu beginnen dann die einzelnen Pollinien erheblich an Größe zuzunehmen

1) Rchb.

und sich jeweils einzubuchten. Dabei bleibt die Vergrößerung der Tapete in der Gegend der Buchten erhalten. Im unteren Ende der Anthere endlich kommt es, indem die Pollinienflügel die Bucht mehr und mehr umfassen, schließlich zu einer Vereiningung dieser beiden Flügel, derart, daß Querschnitte durch die unterste Partie der Anthere in jeder Theka zwei Ringe sporogenen Gewebes, die eine kleine Partie sterilen Gewebes in ihrer Mitte einschließen, zeigen.

Ähnlich verhalten sich Neogyne Gardeneriana (Fig. 76—78) und Pholidota imbricata (Fig. 74 und 75). Nur daß es hier zu einer sehr erheblichen Verbreiterung der indes noch immer einschichtigen Tapete (s. Taf. X, Fig. 1) kommt, die besonders an den einander zugekehrten Seiten der Pollinien jeder Theka besonders mächtig auftritt. Dabei setzen auch hier die großen Tapetenzellen sich in der Gegend der Pollinienbuchten bis tief gegen die Mitte der Pollinien fort. Es zeigen die Tapetenzellen wieder jene körnelige Konsistenz ihres Protoplasmas, wie sie bereits bei Cattleya und anderen erwähnt wurde und gleichfalls ist ihnen eigentümlich, daß sie sich bis nach Fertigstellung der Tetraden bis kurz vor Öffnung der Theken erhalten, also als reine Sekretionstapete funktionieren, wenn schon auch hier wieder vermutet werden muß, daß, abgesehen von der ernährungsphysiologischen Funktion, der Tapete auch hier noch die Funktion, Klebmasse zu produzieren, zukommt. Auch hier finden sich ja gerade die Tapetenschichten in ihrer größten Mächtigkeit an eben den Stellen der Pollinien, die später durch besonders große Klebrigkeit ausgezeichnet sind. Im Gegensatz hierzu sind bei Coelogyne die Tapetenzellen durch ein glashelles Protoplasma ähnlich dem bei Encyclia beschriebenen ausgezeichnet, nur daß sie sich auch noch sehr frühzeitig, bereits vor Ausbildung der Pollentetraden auflösen, also eine Art Übergang bilden zu einer Plasmodialtapete, wenn es auch zu einem Einwandern des Tapetenplasmas zwischen die einzelnen Pollenmutterzellen infolge der Geschlossenheit der Pollenmasse nicht mehr kommt.

Neben diesen Formen, die alle ausgezeichnet sind durch die bedeutende Entwicklung der Tapete an den oberen Enden ihrer Pollinien, stellt Platyclinis filiformis eine sehr einfache Form dar. Um das unten länglich eiförmige nach oben spitz zulaufende Pollinium legt sich eine ringsum gleichmäßig dünne Lage von Tapetenzellen. Wenn so zwar auch äußerlich keine Andeutung eines Klebmasse produzierenden Gewebes in größerem Umfang sich findet, so ist dennoch auch hier das obere Ende der Platyclinis-Pollinien durch Klebrigkeit ausgezeichnet. Auch hier dürfte die Klebmasse wohl von der Tapete geliefert sein,

nur daß es eben noch nicht zu einer derartig bedeutenden Entwicklung, wie in den oben besprochenen Fällen, gekommen ist.

Im übrigen fällt die Platyclinis-Anthere noch auf durch ihre von den übrigen Formen abweichende Ausbildung. Ein Längsschnitt durch die Anthere, wie ihn Fig. 80 zeigt, legt den Gedanken nahe, ähnlich wie bei Restrepia an eine sehr stark vorgewölbte Anthere zu denken und die Pollinien anzusehen als, wie gleichfalls bei Restrepia, noch erhaltene untere Hälften von wie bei Octomeria tief geteilten Pollinien. Daß dem nicht so ist, daß die Polliniumspitze hier tatsächlich mit der morphologischen Spitze der Anthere zusammenfällt, geht hervor aus dem medianen Längsschnitt durch die Säule (Fig. 79). Das mächtig entwickelte Konnektiv steht fast aufrecht, die punktierte Linie darunter entspricht dem Umriß der auf dem Schnitt nicht getroffenen Theka, der Flügel hinter dem Konnektiv stellt das getroffene Androclinium dar.

II. Hauptgruppe.

Physurinae. Spiranthinae. Ophrydinae. Podochilinae. Glomerinae.

Das allgemeine Charakteristikum der hier zu besprechenden Formen ist, daß die am vorderen Ende des Rostellums entwickelte Klebmasse in ihrer Ausdehnung das ganze Grundgewebe bis zur Epidermis der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums umfaßt. Sie löst sich als Ganzes zusammen mit dieser Epidermis, die ihr in ihrer Ausdehnung folgt, ab [1]). Als eigentliche klebrige Partie funktionieren jeweils diejenigen Stellen, an welchen die Klebmasse vor ihrer Ablösung im Zusammenhang mit den verbleibenden Partien des Rostellums stand, also jeweils der basale Teil des Klebekörpers. Indem jeweils bestimmte Partien der Pollinien durch erhöhte Klebrigkeit ausgezeichnet sind, und eben diese Partien bei Öffnung der Theken gerade über den Rostellklebekörper zu liegen kommen, und sich vermöge ihrer Klebrigkeit ihm anheften, vollzieht sich bereits in der noch unberührten Blüte die Verbindung von Pollinien und Rostellklebekörper. Es können somit Klebmasse und Pollinien in einem Akt von der Säule losgelöst werden.

Physurinae.

Goodyera repens (Fig. 87). Die Gattung ist von Interesse insofern, als sie hinsichtlich der Konfiguration ihrer Pollinien einesteils

1) Die Gesamtheit der Rostellklebmasse und der sich mit ihr zusammen ablösenden Epidermis sei Rostellklebekörper genannt.

noch nahe übereinstimmt mit denjenigen Formen der ersten Hauptgruppe, die uns in ihrer Pollinienbildung als die ursprünglichsten erschienen waren, Bletilla und Dendrobium, anderenteils in der leichten Zuspitzung am oberen Ende ihrer Pollinien auch bereits Übergänge

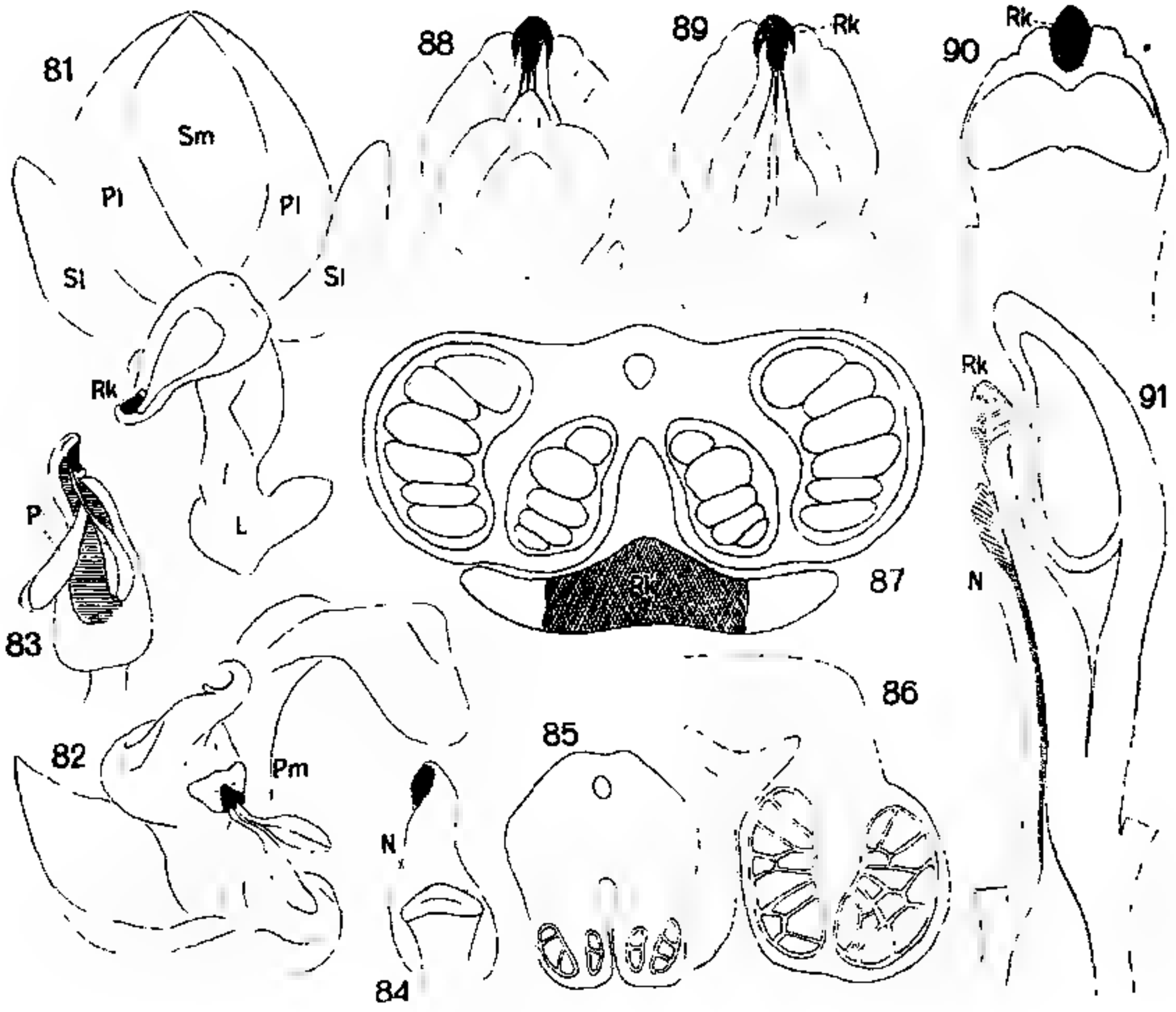


Fig. 81—91. **Physurinae und Spiranthinae.**

81—86. Haemaria discolor Ldl.
81. Geöffnete Blüte von oben.
82. Gynostemium; Rostellklebeplatte abgenommen; an den Narben die Rostellklebeplatte mit den Pollinien (hier versehentlich mit *Pm* bezeichnet).
83. Gynostemium von oben; Anthere abgenommen.
84. Gynostemium von unten.
85—86. Querschnitte durch die Anthere, nahe dem oberen, und nahe dem unteren Ende.
87. Goodyera repens R. Br.
Querschnitt durch Anthere und Rostellum.
88—91. Spiranthes elata Rich.
88—90. Gynostemium aus einer geöffneten Blüte.
88. Von hinten. Anthere nicht abgenommen.
89. Von hinten. Anthere abgenommen.
90. Von vorn.
91. Längsschnitt durch das Gynostemium einer Knospe.

Sm = medianes Sepalum, *Sl* = laterales Sepalum, *Pl* = laterales Petalum, *L* = Labellum, *Rk* = Rostellklebekörper, *P* = Pollinien, *Pm* = Pollinarium, *N* = Narben.

zeigt zu der im folgenden zu besprechenden Konfiguration der Pollinien von Haemaria und Spiranthes.

Die Anthere behält in der geöffneten Blüte ihre aufrechte Stellung, dem gleichfalls aufrechten Rostellum anliegend, bei, derart, daß die Pollinien so gegen das Rostellum zu liegen kommen, daß sie mit ihren spitzen oberen Enden gerade die Mitte des Rostellklebkörpers erreichen. Dieser ist in dem im ganzen annähernd viereckigen Rostellum an seinem oberen Ende eingesetzt. An der mit der Rostellklebmasse zusammen sich ablösenden Epidermispartie haften die Pollinien mit ihren klebrigen, ein wenig spitz zulaufenden vorderen Enden. Die Pollinien, von denen jeweils das äußere in jeder Theka das innere an Größe übertrifft, zeigen ihre Pollentetraden zu Massulae vereinigt: ob sämtliche Pollenzellen einer Massula aus je einer Urmutterzelle hervorgehen, was von vornherein sehr wahrscheinlich ist, wurde nicht untersucht.

Haemaria discolor (Fig. 81—86). Entsprechend der bereits bei Goodyera angedeuteten Zuspitzung der Pollinien sind die der nahe verwandten Haemaria an ihrem oberen Ende in lange feine Spitzen ausgezogen. Wie bei Goodyera sind die Pollentetraden zu größeren Verbänden, zu Massulae, vereinigt und in ihrer Gesamtheit von einer allseits gleichmäßig breiten Tapete umgeben; dabei fällt die gewaltige Breite der eine Massula einschließenden Membranen auf.

Was die Ausbildung des Rostellums betrifft, so findet sich eine eigentümliche Einknickung an seiner Spitze. Gehen wir von einer Form wie Goodyera aus, so stimmt das Rostellum von Haemaria in allen wesentlichen Punkten damit überein; hier wie dort findet sich der Rostellklebekörper in der gabelförmig eingebuchteten Rostellspitze eingesetzt. Was bei Haemaria neu hinzukommt, ist die eigentümliche Drehung der Rostellspitze um annähernd 90° nach der dem Labellum abgewandten Seite, eine Sache, die um so eigentümlicher ist, als auch bereits das Gynostemium nicht mehr in die Mediane des Labellums fällt, sondern im gleichen Sinn, in dem die Einknickung an der Rostellspitze erfolgte, um etwa 45° weggedreht ist (Fig. 81). Inwieweit diese Drehung der ganzen Säule als Anpassung an ein die Blüte besuchendes Tier anzusehen ist, muß dahingestellt bleiben. Jedenfalls steht fest, daß durch die Drehung der Rostellspitze die sich ablösende Partie des Rostellums erst für die Pollinienenden, die sich ja daran festheften, erreichbar wird.

Spiranthinae.

Spiranthes elata (Fig. 88—91) schließt sich in der starken Zuspitzung der oberen Pollinienenden an Haemaria an, nur daß bei den Pollinien nicht die Massulabildung vorliegt, sondern die einzelnen Pollentetraden in lockerer Bindung, in der für die Polychondreen charakteristischen Weise, vereinigt sind. In dem Gesamtverhältnis von Anthere und Rostellum schließt sich Spiranthes in der einfachen, aufrechten Anthere und dem weitausgezogenen, aufrechten Rostellum an Goodyera an. Während indes dort die ganze Klebmasse aus einheitlich gebauten annähernd isodiametrischen sehr inhaltsreichen Zellen gebildet ist, findet sich bei Spiranthes eine Differenzierung in langgestreckte besonders inhaltsreiche Zellen an den der Anthere abgewandten Partien des Gewebes und in annähernd isodiametrische Zellen im übrigen Teil der Klebmasse.

An diese beiden unter sich zweifellos nahe verwandten Gruppen seien in der Betrachtung angeschlossen einige Gruppen, deren Anreihung, wenn schon nicht auf Grund systematischer Verwandtschaft, so doch auf Grund der im wesentlichen gleichen Ausbildung des Rostellums gerechtfertigt sein dürfte[1]).

Ophrydinae.

Die Gruppe ist von Darwin und Th. Wolf sehr eingehend besprochen worden. Sie dürfte auch als diejenige Gruppe, der die meisten unserer einheimischen Orchideen angehören, genauer bekannt sein. Doch möge in kurzen Zügen auf Grund eigener Untersuchungen der Bau des Gymnostemiums beschrieben werden.

Gymnadenia odoratissima. In der geöffneten Blüte ist das Rostellum derartig gelagert, daß es ein wenig über die spitz ausgezogenen Enden der Theken der aufrechtstehenden Anthere vorgebogen ist, den Eingang in den Sporn des Labellums versperrend (Fig. 102).

1) Hinsichtlich der Ausbildung der Anthere und Pollinien leiten dabei die zunächst zu besprechenden Ophrydinen klar zu den Formen der III. Hauptgruppe über, indem es bereits hier durch Vergrößerung des Tapetengewebes am einen Ende des Pollinen zur Bildung einer bestimmten Gewebepartie kommt, aus deren Umwandlung eine Klebmasse hervorgeht, mittels welcher die Pollinien dem Epithel des Rostellklebekörpers angeheftet werden. Anderenteils stellen die weiter unten zu besprechenden Glomerinen und Podochilinen, in der klar ableitbaren Form ihrer Pollinien von Arpophyllum und ähnlichen, organographisch die Verbindung mit den Formen der I. Hauptgruppe her.

Dabei ist das apikale Ende des Rostellums stellenweise differenziert in ein dem Grundgewebe und der Epidermis der der Anthere abgewandten Rostellseite angehörenden Gewebe komplex, dessen Zellen ähnlich, wie das bei den Physurinen der Fall war, in eine einheitliche Klebmasse sich umwandeln (Fig. 103). Eine derartige Umwandlung des Rostellgewebes findet indes nur statt an den Partien, welche sich unter den

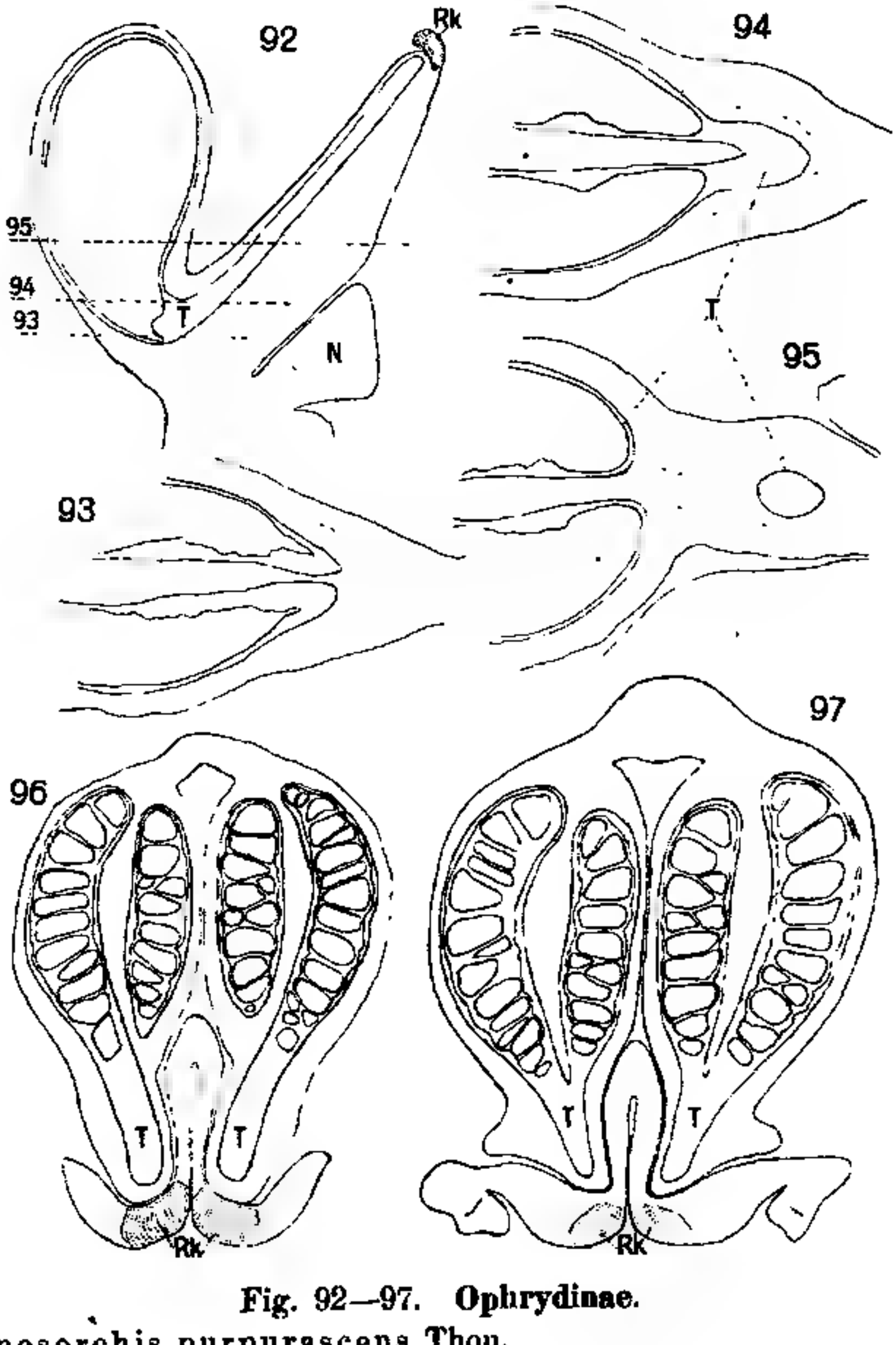


Fig. 92—97. **Ophrydinae.**

92—95. Cynosorchis purpurascens Thou.
92. Schematisierter Längsschnitt durch das Gynostemium.
93—95. Querschnitte durch die Anthere (gezeichnet ist das vordere Ende einer Theka), die Höhe, in welcher die drei Querschnitte geführt sind, ist in Fig. 92 durch die drei punktierten Linien angedeutet.
Gymnadenia odoratissima Richard.
96—97. Tangentialschnitte durch Anthere und Rostellum.

Die gestrichelten Linien in Fig. 93—95 umgrenzen Partien des Antherenparenchyms, dessen Zellen durch größeren Plasmareichtum gegenüber dem äußeren Parenchym ausgezeichnet sind.

verlängerten Enden der beiden Antherentheken, die das Rostellum beutelförmig umgreift, befinden (Fig. 96 und 97).

In der Anthere enthält jede der beiden Theken je zwei Pollinien, deren Pollentetraden zu Massulae zusammengefügt sind. Dabei ist jedes Pollinium von einer im allgemeinen gleichmäßig schmalen Tapete umgeben (Fig. 98), die nur am unteren Ende der Pollinien eine sehr

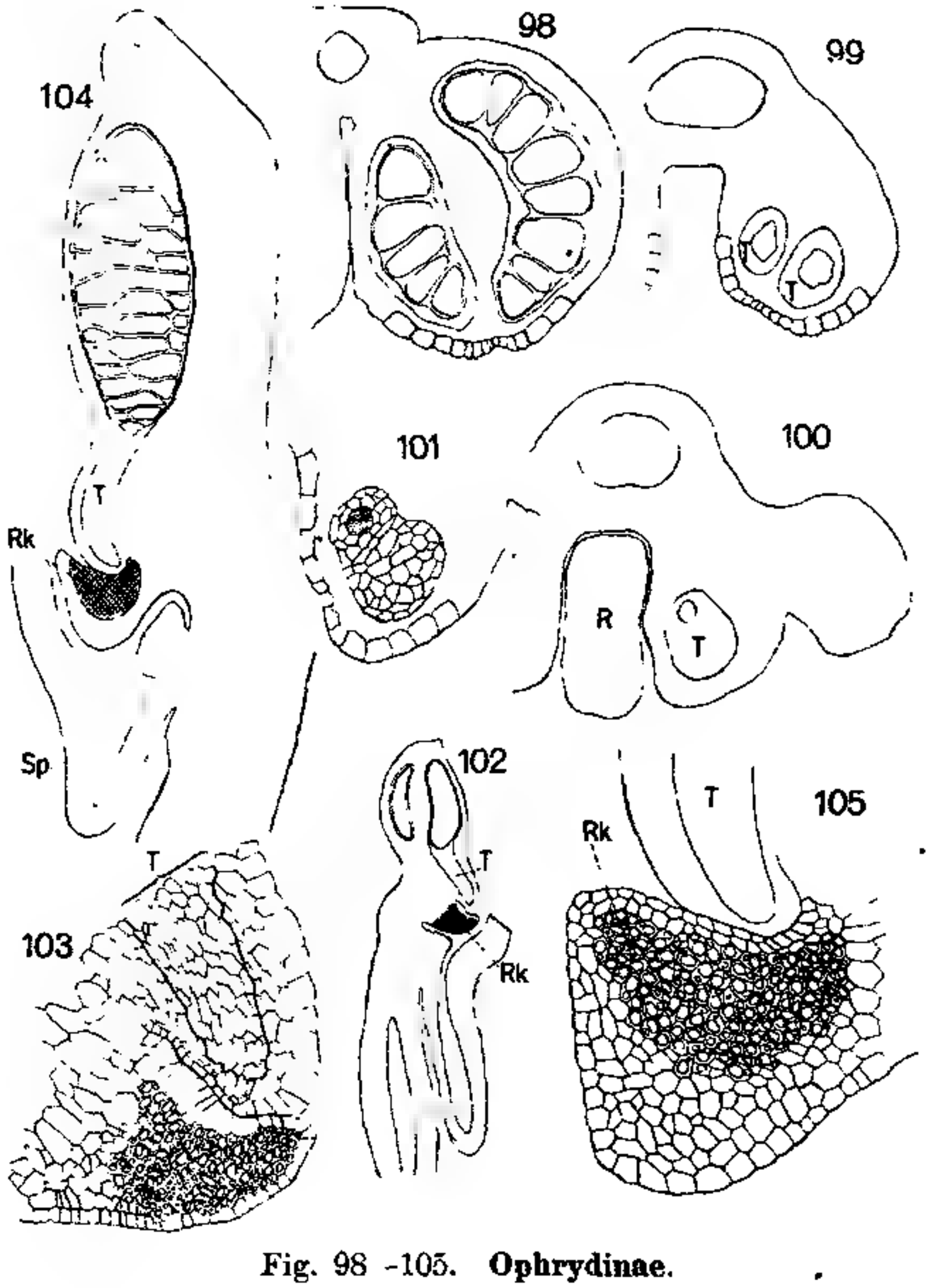


Fig. 98 -105. **Ophrydinae.**

98—103. Gymnadenia odoratissima Richard.
98—100. Querschnitte durch eine Theka einer Anthere in verschiedener Höhe, von oben beginnend.
101. Partie aus 100 vergrößert.
102. Längsschnitt durch das Gynostemium.
103. Partie aus 102 vergrößert.
104—105. Orchis masculus L.
104. Längsschnitt durch das Gynostemium.
105. Partie aus 104 vergrößert.

N = Narbe, *T* = Tapete, *Sp* = Sporn des Labellums, *Rk* = Rostellklebmasse.

mächtige Entwicklung erreicht. Mehr und mehr verkleinern sich, während die Tapete an Breite zunimmt, die einzelnen Massulae (Fig. 99), bis schließlich nur noch die Tapete allein übrigbleibt (Fig. 100). Bald nach Verschwinden der letzten kleinen Massulae vereinigen sich dann die Tapeten der beiden Pollinien jeder Theka und durchsetzen als ein einheitliches stielartiges Gebilde von ungefähr der halben Länge der eigentlichen Pollinien das untere Ende der Theken bis nahe an deren Epidermis (Fig. 96 und 97). Diese Tapetenmasse nun ist es, aus der die elastischen und äußerst dehnbaren Stöckchen, auch hier fälschlich Caudiculae genannt, hervorgehen, vermittelst deren die Pollinien dem Klebekörper nach Öffnung der Antheren angefügt werden.

Es ist nun leicht verständlich, wie sich die Art der Loslösung der Pollinien und Ihre Anheftung an ein die Blüte besuchendes Insekt vollzieht. Es wird beim Eintauchen seines Rüssels in den Sporn zunächst die Klebekörper am Rostellum, und zwar entweder nur einen oder die beiden gleichzeitig loslösen und sich anheften. Da schon bei Öffnung der Anthere die Pollinien mittels ihrer Stöckchen sich an den Klebkörper befestigen, erfolgt ihre Wegnahme aus der Anthere eben in dem Augenblick, in welchem dieser vom Rostellum abgenommen wird. Auf die bekannte Senkungsbewegung, welche die Pollinien ausführen und so in die geeignete Lage zur Erreichung der Narben gelangen, dürfte es genügen nur hinzuweisen.

Von den bei Gymnadenia geschilderten Verhältnissen leitet sich eine Form ab, wie sie Cynosorchis purpurascens bietet; der Längsschnitt (Fig. 92) durch das Gymnostemium zeigt in der Anthere eines der beiden Pollinien einer Theka getroffen. Die Pollentetraden sind, was auf der Figur nicht eingetragen wurde, wieder zu einzelnen Massulae vereinigt. Das untere Ende der Theken ist lang ausgezogen, mit der Vertikale der Anthere einen Winkel von ungefähr 135° bildend, liegt es der Flanke des mächtig entwickelten Rostellums auf. Dieses zeigt an den apikalen Enden seiner Flanken wieder eine Einrichtung entwickelt, die mit der bei Gymnadenia völlig übereinstimmt; es ist die den Thekenenden zugewandte Epidermis als festgefügter Epithelschild entwickelt, während das darunter befindliche Gewebe zusammen mit der Epidermis der gegenüberliegenden Seite sich wieder in eine zusammenhängende Klebmasse ausbildet. Was nun das untere lang ausgezogene Ende der beiden Antherentheken betrifft, so wird es jeweils durchzogen von einem Strang von Tapetenzellen, der in der Nähe der unteren Pollinienenden sich gabelnd nach oben seine Fortsetzung findet in der die Pollinien rings umhüllenden Tapete. Die in Fig. 93—95

dargestellten Querschnitte mögen zur weiteren Erläuterung dienen Fig. 95 zeigt die Anthere quer getroffen und stellt den vorderen Teil einer Theka dar; davor ist getroffen ein Teil des umgebogenen Thekenendes mit dem es durchziehenden Tapetenstrang (= Stöckchen). Fig. 94 zeigt einen Querschnitt nahe dem unteren Ende der Pollinien. Die Tapete, die übrigens auch in der Mitte der Pollinien an den einander zugewandten Seiten der Pollinien mächtiger entwickelt ist, hat sich an der vorderen Seite der Pollinien vereinigt, um sich in ihrer vordersten Partie in das Stöckchen zu verlängern, das der Schnitt (Fig. 95) getroffen zeigt. Der Schnitt (Fig. 93), durch die unterste Spitze der Pollinien geführt, zeigt beide Pollinien noch frei mit der breiten Entfaltung des vorderen Tapetenbelages, ohne daß es bereits zur Verschmelzung der Tapete der beiden Pollinien gekommen wäre.

Orchis masculus stimmt in Gestalt und Ausbildung der Säule so vollständig mit der oben geschilderten Gymnadenia überein, daß es unnötig erscheint, die allgemeine Konfiguration des Gymnostemiums zu besprechen (Fig. 104). Nur hinsichtlich der apikalen Partie des Rostellums findet sich ein Unterschied gegenüber Gymnadenia; dort ist an den Stellen, wo die Klebmasse zur Ausbildung gelangt, das Gewebe des Rostellums in seiner ganzen Tiefe von der Umbildung erfaßt; hier bei Orchis masculus (Fig. 105) kommt es an der betreffenden Stelle zur Differenzierung zwischen gewöhnlichem Parenchymgewebe, dem die Epidermis der morphologischen Rostelloberseite und mehrere darunter befindliche Schichten angehören und dem sich zur Klebmasse umbildenden Zellkomplex, der dem Rest des Grundgewebes der betreffenden Partie entspricht und an den wieder grenzt die Epidermis der der Anthere zugewandten Rostellseite, an welche sich in der bekannten Weise die Pollinien mit ihren Stöckchen anheften.

Es ergibt sich die Frage, welcher von beiden Fällen als ursprünglicher anzusehen ist, ob die gleichmäßige Umbildung des gesamten Rostellgewebes zur Klebmasse oder die nur Teilpartien des Grundgewebes erfassende Umbildung. Es ist wahrscheinlich, daß in dem ersteren, dem Fall von Gymnadenia, ursprünglichere Verhältnisse vorliegen. Es steht fest, daß die Rostellklebmasse, mag sie sich nun als lockere, flockige Masse oder als einheitliches Ganzes schließlich vom Rostellum ablösen, hervorgeht aus der Umbildung des die Narbenoberseite auskleidenden Schleimgewebes. Dieses ist im unteren Teil des Rostellums, da wo es zusammen mit den beiden Narben die Narbenhöhle bildet, überall erhalten, während es bei der typischen Rostellbildung in der Mitte der oberen Rostellpartie zu dem die Klebmasse

liefernden Gewebe umgebildet wird. Demnach erscheint es gerechtfertigt, die ursprünglicheren Formen da zu sehen, wo das die Klebmasse liefernde Gewebe homolog ist den schleimproduzierenden Gewebeschichten der Narbe. Ein weiterer Schritt wäre dann, daß die Umbildung zu Klebmasse liefernden Zellen auch tiefere Gewebeschichten erfaßt, als ursprünglich an der Bildung des Narbenschleimgewebes beteiligt waren. Dabei kann die Umbildung fortschreiten bis zur Epidermis der Rostellunterseite. Erst aus solchen Formen heraus lassen sich dann schließlich Formen, wie sie Orchis masculus vertritt, ableiten; hier kommt es zur Rückbildung der äußeren Rostellschichten in rein parenchymatisches Gewebe, das wie ein Mantel die Klebmasse umhüllt.

Es liegt nahe, in einer derartigen Umfassung der Klebmasse eine besonders zweckmäßige Einrichtung zu sehen, eine Einrichtung, die daraufhin abzielt, den Klebstoff, der an der Luft leicht erhärtet, bis zu dem Moment, wo er in Funktion tritt, in möglichst großer Ausdehnung vor Exposition zu schützen.

Bei Anacamptis pyramidalis[1]) ist, nach Darwin's Schilderung zu schließen, die Rostellbildung insofern anders als bei den bisher betrachteten Formen, als hier die Rostellklebmasse sich noch als ein über die ganze Rostellbreite zusammenhängendes Ganzes ausbildet, während bei Gymnadenia und Orchis masculus die Umbildung beschränkt ist auf die den Thekenenden gegenüberliegenden Partien des Rostellums. Zweifellos liegt entsprechend der oben wiedergegebenen Erwägung in Anacamptis eine ursprünglichere Form vor. Ebenso wie das Narbenschleim produzierende Gewebe die ganze Breite des Organs einnimmt, wird dasselbe zunächst von dem Umbildungsprodukt, der Rostellklebmasse, anzunehmen sein. Erst bei weiterer Umgestaltung kommt es zur Lokalisierung der die Klebmasse liefernden Partien am Rostellum und zur Rückbildung des Gewebes des Zwischenstückes zu Parenchymgewebe.

Vergleicht man die Rostellausbildung von Anacamptis, Gymnadenia und Orchis masculus, so ergibt sich folgende Parallele: Ebenso wie es bei Gymnadenia und Orchis gegenüber Anacamptis zu einer strengeren Lokalisierung des die Klebmasse liefernden Gewebes hinsichtlich der tangentialen .Verteilung am Rostellum kommt, indem die Klebmasse beschränkt ist auf zwei kleine, den beiden Thekenenden gegenüberliegende Partien am Rostellum, so kommt es zwischen Gymnadenia und Orchis noch zu einer Lokalisierung des die Klebmasse liefernden Ge-

1) Rich.

webes auch hinsichtlich der radialen Verteilung, indem die Klebmasse innerhalb der kleinen Partien des Rostellums, auf dies beschränkt ist, auch noch reduziert wird auf einige tiefer liegende Gewebeschichten.

Podochilinae.

Appendicula cornuta. Es sei ausgegangen von den Verhältnissen in der fertigen Blüte. Fig. 109 zeigt das Gynostemium

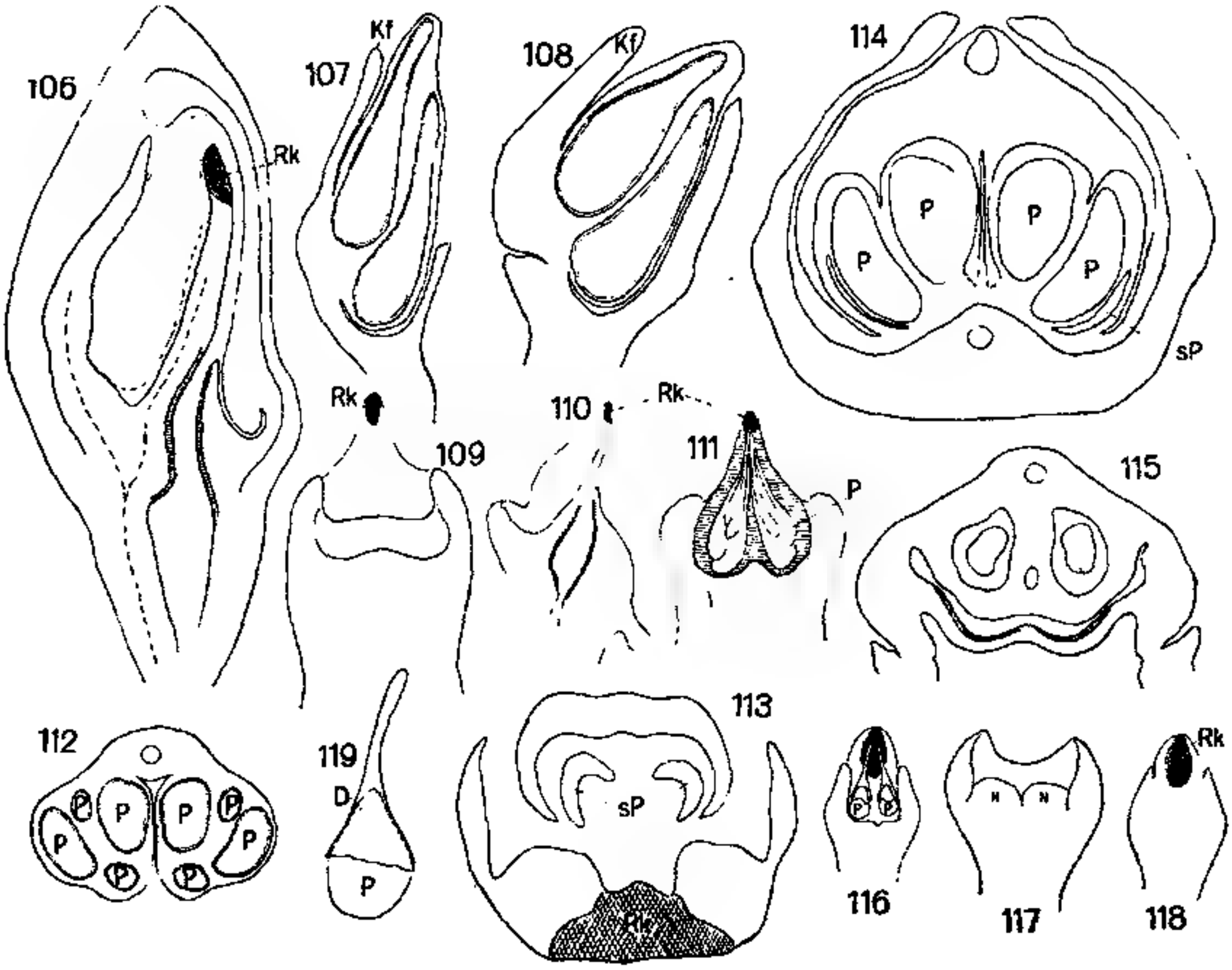


Fig. 106—119. **Podochilinae.**

106—112. Appendicula cornuta Bl.
106—107. Längsschnitte durch eine Knospe.
106. Medianer Längsschnitt (der Umriß der Theka punktiert angedeutet).
107. Längsschnitt durch eine Theka der Anthere.
108. Längsschnitt durch die Anthere einer sehr jungen Knospe.
109—111. Gynostemium einer geöffneten Blüte, 109 von vorn, 111 von hinten.
110. Längsschnitt (Anthere und Pollinien abgenommen).
112. Querschnitt durch eine Anthere.
113—119. Podochilus serpyllifolius Ldl.
113—115. Querschnitte durch das Gynostemium in verschiedener Höhe; Theken bereits geöffnet.
116—118. Gynostemium, tangential halbiert.
117. Die Partie mit den beiden Narben, von der dem Rostell zugewandten Seite.
116—118. Die Partie mit dem Rostellum, 116 von hinten, 118 von vorne.
119. Düte mit Pollinien.

Rk = Rostellklebekörper, *Kf* = Konnektivflügel, *P* = Pollinium, *D* = Düte, *sP* = Platte aus nicht funktionsfähigem sporogenen Gewebe. Die Schraffierung in Fig. 111 bedeutet hier ausnahmsweise nicht das Schleimgewebe, sondern soll lediglich zur besseren Hervorhebung der Pollinien dienen.

von vorn. von der der Lippe zugewandten Seite. Das Rostellum ist stark nach oben verlängert, in der Mitte den eiförmigen Klebekörper tragend. Der Längsschnit (Fig. 110) zeigt den überaus engen Eingang zur Narbenhöhle. Fig. 111 endlich, welche das Gymnostemium von hinten nach Abnahme der Anthere wiedergibt, zeigt deutlich die innige Beziehung zwischen dem lang ausgezogenen Rostellum und den in lange Spitzen ausgezogenen Pollinien. Auch hier kleben die letzteren nach Öffnung der Antherentheken mit ihren feinen klebrigen Spitzen an dem Klebekörper fest, um mit ihm zusammen abgelöst zu werden.

Wenn bis soweit im allgemeinen Übereinstimmung herrscht mit den Formen der Physurinen und mit Spiranthes, so komplizieren sich die Verhältnisse, sobald man die näheren Einzelheiten ins Auge faßt. Die Pollinien, die übrigens hier nicht aus Massulae, sondern aus jeweils einer einzigen Masse fest verbundener Pollentetraden gebildet werden. sind hier bei Appendicula in Achtzahl und untereinander frei ausgebildet; es zeigt sich sowohl auf Längs- als auch auf Querschnitten durch die Anthere nirgends eine Verbindung je zweier übereinanderliegenden Pollinien. Nun ist auch hier, wo zweimal je zwei Pollinien in den Theken übereinanderliegen, naheliegend, an Formen wie Octomeria und ähnliche zu denken und auch hier eine sekundäre Halbierung der Pollinien anzunehmen, nicht zuletzt wieder in Erwägung der eingangs betonten Tatsache, daß die Vierzahl der Pollensäcke zweifellos die für die Angiospermenanthere typische Zahl darstellt. Es handelt sich auch hier offenbar um Durchteilung einer ursprünglich zusammenhängenden Pollenmasse, die aber hier soweit ging, daß es zu einer vollständigen Trennung der beiden Hälften gekommen ist, im Gegensatz zu den bisher betrachteten Formen, wo die Pollinienhälften jeweils noch wenigstens in einem schmalen Bande zusammenhängen.

Was die Frage betrifft, ob die Stelle, an welcher die spitzen Halbpollinien zusammenstoßen, der morphologischen Spitze der Anthere entspricht, oder ob es sich, wie in den entsprechenden bisher betrachteten Fällen, wieder um eine starke Hervorwölbung der Antherenvorderseite handelt, so spricht die Entwicklungsgeschichte zugunsten der letzteren Auffassung. Längsschnitte durch eine Anthere, deren Pollenentwicklung abgeschlossen ist (Fig. 107). erwecken nun freilich zunächst unmittelbar den Eindruck, als handele es sich um eine normal aufrechte Anthere, deren Pollinien nur jeweils in vertikaler Richtung durchgeteilt sind. Nun spricht zwar schon hier das Auftreten des Konnektivflügels in halber Höhe der Anthere gegen eine solche Annahme, indem in all den Fällen, in welchen es sich um eine einfache, aufrechte Anthere

handelt, der Konnektivflügel in der Höhe der oberen Thekenenden ansetzt, vgl. Laelia u. a., während in allen den Fällen, wo das Einsetzen des Konnektivflügels unter der scheinbaren Spitze der Theken erfolgt, sich schon von vornherein die Frage ergibt, ob es sich hier tatsächlich noch um die morphologische Antherenspitze handelt. Entschieden wird die Frage in dem vorliegenden Fall völlig durch den Vergleich mit jüngeren Entwicklungsstadien der Anthere (Fig. 108). Würde es sich um eine wirklich aufrechte Anthere handeln, müßte auch hier die Längsachse der Theken mit der Längsachse des ganzen Gynostemiums parallel gehen. Nun beschreibt jedoch hier die scheinbare Längsachse einer Theka einen Winkel von ungefähr 45° mit der Vertikale des Gynostemiums; damit ist zumal mit Vergleich der Fälle von Arpophyllum u. a. äußerst wahrscheinlich gemacht, daß die scheinbare Längsachse der Theken in Wirklichkeit der lang ausgezogenen und schief aufgebogenen Horizontalachse der Theka entspricht und daß auch bei der Appendiculaanthere eine starke Vorwölbung ihrer Vorderseite vorliegt, eine Bildung, mit der in deutlicher Korrelation die starke Verlängerung der die Klebmasse tragenden Rostellspitze steht.

Podochilus serpyllifolius. Nicht lückenlos konnten infolge Materialmangels die Verhältnisse bei dieser Gattung verfolgt werden; sie stimmt hinsichtlich des Baues des Gymnostemiums im allgemeinen mit Appendicula überein. Auch hier fällt wieder die ansehnliche Verlängerung des Rostellums auf, mit der wieder die lange Ausziehung des oberen Antherenendes in deutlicher Beziehung steht; auch hier findet sich wieder die bei ansehnlicher Breite äußerst enge Mündung der Narbenhöhle. Fig. 117 zeigt von der in der Ebene der Narbenhöhle halbierten Säule die Partie mit den beiden Narben, die Fig. 116 und 118 die Partie mit dem Rostellum, Fig. 118 von der den Narben zugekehrten Seite, Fig. 116 von der anderen Seite. An dem sehr großen Klebekörper hängen die Pollinien; die Anthere ist entfernt. Dabei sind die vier Pollinien, welche Podochilus besitzt, nicht in unmittelbarer Verbindung mit dem Klebekörper des Rostellums, sondern stecken locker eingefügt in einem dütenförmigen Gebilde, das erst seinerseits an den Klebekörper angeheftet ist. Dieser komplizierte Apparat mag aus biologischen Gesichtspunkten heraus als zweckmäßig erscheinen. Man kann sich leicht denken, daß die dütenförmigen Gebilde, welche die Pollinien tragen, dazu dienen, die kleinen Pollinien förmlich in den engen Narbeneingang zu stoßen.

Die histologischen Verhältnisse, die zur Bildung dieser dütenförmigen Pollinienträger führen, genauer zu verfolgen, muß einer

späteren Zeit überlassen bleiben. Bis zu Abschluß des Manuskripts ließ sich folgendes feststellen. In Stadien, in welchen bereits die Pollenentwicklung abgeschlossen ist und die Theken geöffnet sind (Fig. 113 bis 115), findet sich in der äußeren Flanke eines jeden äußeren Polliniums einer Theka eine schmale Platte sporogenen Gewebes, dessen Zellen im wesentlichen mit den Pollenzellen der Pollinien übereinstimmen, indes, ihrem kollabierten Inhalt nach zu schließen, funktionslos sein dürften. Inwieweit dieses Gewebe an dem Aufban der oben erwähnten Düten beteiligt ist. läßt sich nicht feststellen. Wahrscheinlich ist, daß sie im großen und ganzen hervorgehen aus mächtig entwickelten Tapetenschichten.

Glomerinae.

Die Gruppe zeigt einesteils, was die Ausbildung des Rostellums betrifft, sehr klare Beziehungen zu den zuletzt betrachteten Formen, anderenteils hinsichtlich der Ausbildung der Anthere auch zu denjenigen Formen der I. Hauptgruppe, bei welchen es wie bei Arpophyllum und ähnlichen zu einer sehr weitgehenden Durchteilung der Pollinien gekommen ist.

Ceratostylis gracilis ist ausgezeichnet zunächst durch eine sehr mächtige Entwicklung der Narben, die als breite, muschelförmige Gebilde die Anthere hoch überragend das Rostellum flankieren (Fig. 120 bis 122). Die Anthere, welche auch in der geöffneten Blüte noch völlig die in der Knospenlage eingenommene aufrechte Stellung innehält (Fig. 123), zeigt, wie bereits bemerkt, im wesentlichen dieselbe Ausbildung wie bei Arpophyllum. Auch hier ist es zu einer fast völligen Durchteilung der einzelnen Pollinien gekommen, nur an der vorgewölbten vorderen Seite der Anthere, besteht noch die Verbindung zwischen den beiden Halbpollinien. An eben dieser Stelle ist, wie aus Querschnitten durch die Anthere (Fig. 124) hervorgeht, ein Zusammenfließen der beiden Pollinien in jeder Theka eingetreten. Die Verbindung ist indes eine derartig feine, daß es, indem die Verbindung der vier Halbpollinien jeder Theka bei Öffnung der Anthere reißt, zur Bildung von acht freien Halbpollinien kommt, die nun sämtliche mit ihren spitzen Enden sich dem Rostellklebekörper anheften. Dieser stimmt im Bau im wesentlichen mit den bisher betrachteten Formen überein (Fig. 123 und 125); es handelt sich wieder um eine einheitliche Epidermisplatte auf der der Anthere zugewandten Rostellseite, während die gegenüberliegende Epidermis und die darunter liegenden Schichten des Grundgewebes aus Klebmasse liefernden Zellen aufgebaut sind.

Ceratostylis gracilis sehr nahe steht eine Form, die sich unter den Orchideen der Münchener Sammlung fand, aber nicht bestimmt werden konnte. Sie bildet einen Übergang zu einer als Ceratostylis Kupperiana bezeichneten Form (Fig. 126 und 127). Während diese die Narben

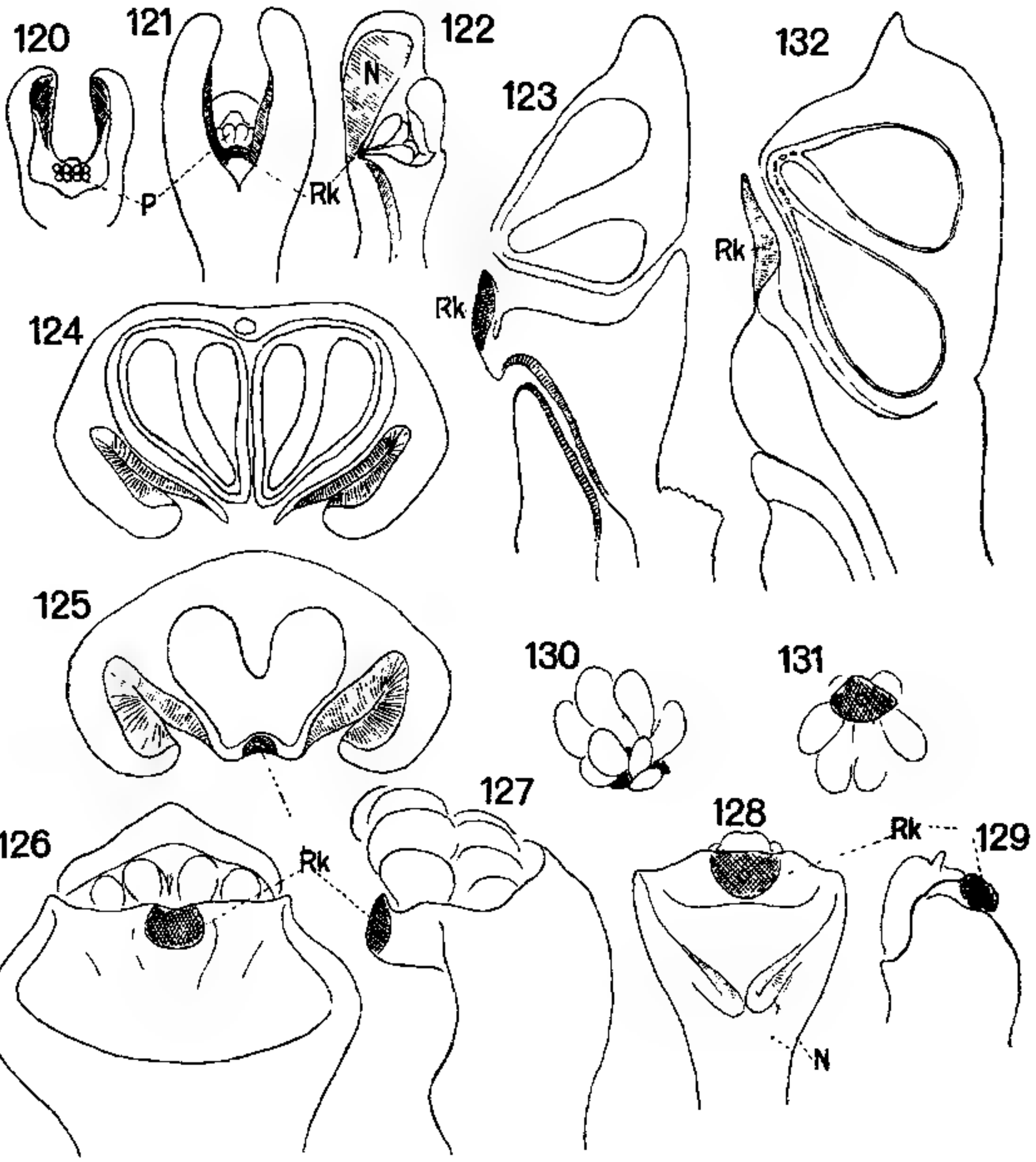


Fig. 120—131. **Glomerinae.**

120—125. Ceratostylis gracilis Bl.
120—122. Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, 120 von hinten, 121 von vorn, 122 medianer Längsschnitt.
123. Längsschnitt durch das Gynostemium.
124—125. Querschnitte durch das Gynostemium, 124 höher, 125 tiefer.
126—127. Ceratostylis Kupperiana Krzl.
Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, 126 von vorn, 127 von der Seite.
128—131. Ceratostylis spec.
Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, 128 von vorn, 129 von der Seite.
130—131. Pollinien mit Rostellklebekörper. 132. Längsschnitt.
P = Pollinien, *Rk* = Rostellklebekörper, *N* = Narbe.

ganz ins Innere der Narbenhöhle verlagert zeigt, hat unsere Form die beiden Narben noch über die Höhle unter ihr ein wenig vorgezogen (Fig. 128): denkt man sich die freiliegenden Partien hochgezogen, gelangt man ohne weiteres zu einer Form, wie sie Ceratostylis gracilis darstellt.

Hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien zeigt sich insofern gegenüber Ceratostylis gracilis ein Unterschied, als die beiden Hälften der Pollinien nur noch durch die Tapete, in welche vereinzelt Pollentetraden eingestreut sich finden, zusammengehalten werden (Fig. 132). Die wesentliche Funktion dieser Tapetenbrücke zwischen den beiden Halbpollinien dürfte wie in analogen Fällen die Produktion des die Pollinien an die Rostellplatte anheftenden Klebstoffes zu sein. Rein formal morphologisch betrachtet ist die Tapetenbrücke insofern von Interesse, als eine Form mit einer derartigen Reduktion des verbindenden Mittelstückes zwischen je zwei Halbpollinien ohne weiteres überleitet zu Formen wie Appendicula. wo die Verbindung ganz gelöst ist.

III. Hauptgruppe.

Maxillarinae. Lycastinae. Zygopetalinae. Cymbidiinae. Cyrtopodiinae. Gongorinae. Oncidiinae. Sarcanthinae. Catasetinae.

Die zu besprechenden Formen, von den älteren Autoren als Vandeae zusammengefaßt, sind in ihrer Gesamtheit sehr deutlich durch die Stipesbildung charakterisiert. Wie bereits bei den Formen der II. Hauptgruppe löst sich die Klebmasse des Rostellums in ihrer Gesamtheit ab. Während dort jedoch die Klebmasse in ihrer Ausdehnung bis zur Epidermis der der Anthere zugewandten Seite sich erstreckte, ist hier zwischen dem die Klebmasse liefernden Zellkomplex und der Epidermis parenchymatisches Gewebe eingeschaltet, das bei Ablösung von Klebmasse und Epidermis am Rostellum erhalten bleibt. Was die Ausbildung dieser Epidermis betrifft, so zeigte sie bei den Formen der II. Hauptgruppe im wesentlichen keine besondere Differenzierung. Bei den hier vorliegenden Formen dagegen wird ein breiter Streifen der Epidermis, welcher in seiner Ausdehnung meist die der Klebmasse übertrifft, durch Vergrößerung seiner Zellen noch nach Vollendung des Gesamtwachstums des Rostellums, oft auch durch Verdickung und Verschleimung der Wände ausgezeichnet. Die dadurch entstehende Spannung zwischen dieser Epidermispartie, der Stipesplatte nach unserer Nomenklatur, und dem übrigen Rostellgewebe führt zur Lostrennung in dem

Augenblick, in welchem ein Stoß von unten die leicht ablösbare Rostellklebmasse entfernt.

Die Art der Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte betreffend, so kommt es in Gegensatz zu den Formen der II. Hauptgruppe, wo, abgesehen von der Gruppe der Ophrydinen, die Anheftung der Pollinien an der Epidermis des Rostellklebekörpers durch die klebrigen Enden der Pollinien allein bewirkt wurde, zur Bildung einer besonderen Klebmasse. Sie geht hervor aus den Zellen der die Pollinien umkleidenden Tapete, welche in der Gegend der dem Rostellum zugewandten Spitze der Anthere beträchtlichen Umfang gewinnt.

Ehe mit der Besprechung der einzelnen Gruppen begonnen werde, sei vorauserwähnt eine Eigentümlichkeit, die sich bei den folgenden fünf ersten Gruppen und außerdem noch bei einigen Gattungen der Gruppe der Oncidiinen findet. Betrachtet man Längsschnitte durch das Gynostemium irgendeiner der hierher gehörigen Gattungen, so hat es den Anschein, als liege bei der Anthere eine Biegung vor, die ihre Spitze der Rostellplatte nähernd nach abwärts verlagert. Dabei erscheint die Biegung im wesentlichen ausgeführt durch ein Überwiegen des Wachstums der Konnektivseite gegenüber der Vorderseite der Anthere, die in ihrer Ausdehnung auf die kurze Strecke dem Rostellum gegenüber beschränkt ist, während die Konnektivseite der Anthere in ihrem oberen Teil auch deren Vorderseite zu bilden scheint. Entwicklungsgeschichtlich ließ sich bei Lycaste Skinneri, wo die Sache verfolgt werden konnte, feststellen, daß die Biegung der Anthere in der Mitte der Theken bereits in sehr frühen Stadien fast fertig vorliegt (Fig. 142. 143). Ob die Biegung bereits vor Anlage der Anthere vorhanden ist, ob es sich also um eine kongenitale Umbiegung der Anthere handelt, konnte in Ermangelung allerjüngster Stadien nicht entschieden werden, ist aber sehr wahrscheinlich.

Maxillarinae.

Die Gruppe sei an den Anfang der Besprechung gestellt, weil bei ihr zweifellos in der Ausbildung der Anthere noch ursprünglichere Verhältnisse sich finden als bei den Formen der übrigen Gruppen.

Es wird im folgenden zu zeigen sein, wie in den einzelnen Gruppen allmählich mehr und mehr die Verbindung der beiden Pollinien einer Theka erreicht wird. Dabei kommt es schließlich zu einer weitgehenden Verbindung der hinteren Flanken durch breite Massen sporogenen Gewebes, die nur in der Gegend der Antherenspitze von Tapetengewebe vertreten wird, während in den offenbar ursprünglicheren

Formen die Verbindung beider Pollinien zunächst nur in einer mehr oder minder breiten Brücke von Tapetengewebe erreicht ist.

Einblick in das Zustandekommen einer derartigen Tapetenbrücke gibt Trigonidium acuminatum. Hier ist an den Enden der beiden Pollinien jeder Theka, nahe ihrer morphologischen Spitze, die Tapete an einer kleinen Stelle kappenförmig vergrößert, wobei die beiden Tapetenkappen einander berühren. Zu einem vollständigen Zusammenfließen beider Tapetenkappen kommt es erst bei den drei übrigen untersuchten Formen, bei Maxillaria variabilis, Ornithidium densum und Mormolyce ringens. Dabei finden sich innerhalb der Tapetenbrücken vereinzelt einige Zellen sporogenen Gewebes eingestreut. Derartig versprengte Zellen sporogenen Gewebes erwecken zunächst wohl den Eindruck, als handle es sich um die letzten erhaltenen Reste einer ursprünglich in größerer Ausdehnung vorhandenen Masse sporogenen Gewebes. Andernteils ist es zweifellos auch berechtigt, in ihnen die ersten Anfänge jener Brücken sporogenen Gewebes zu sehe, welche bei Cymbidium und Cyrtopodium und anderen in so beträchtlicher Ausdehnung vorhanden sind.

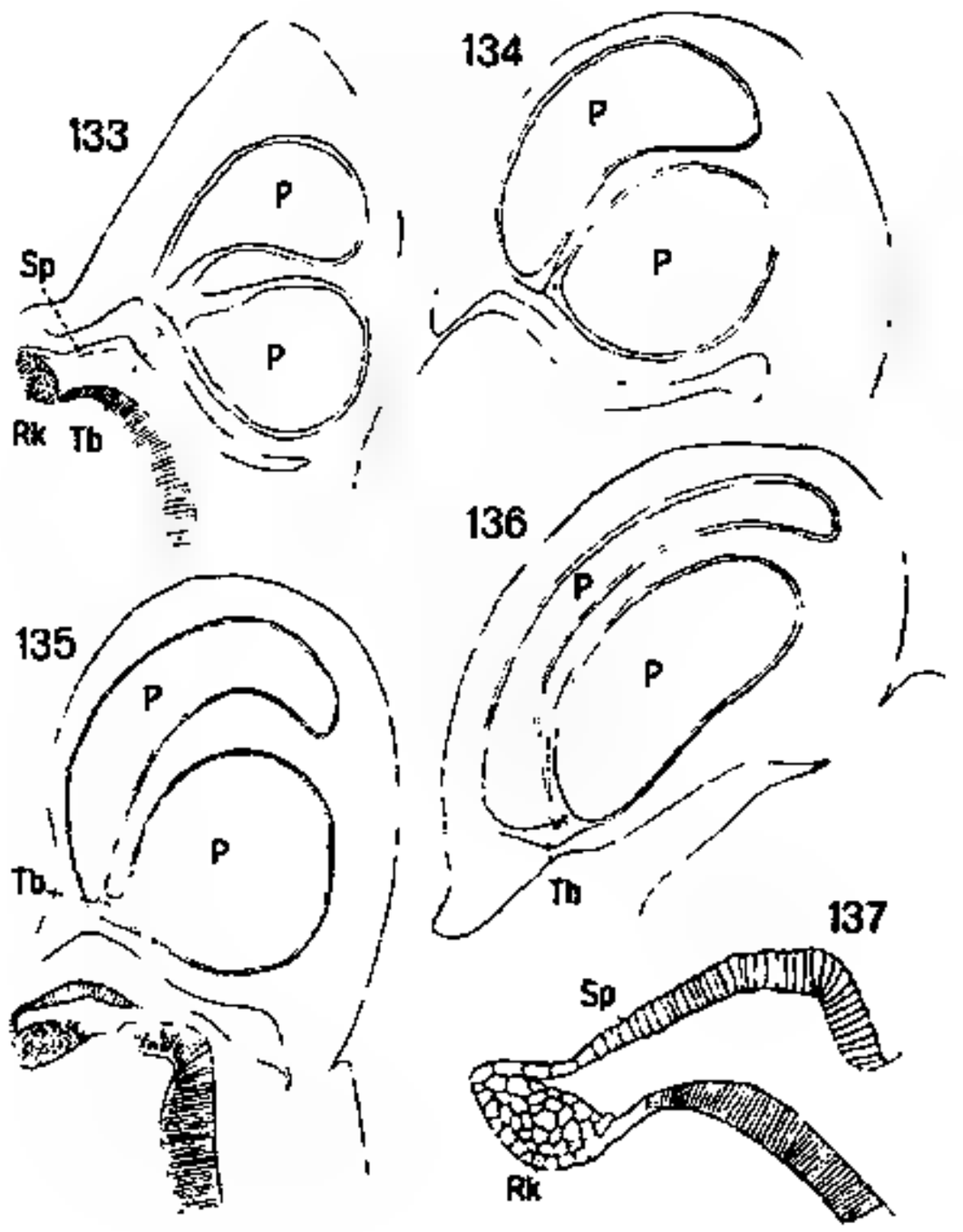


Fig. 133—137. **Maxillarinae.**
133. Ornithidium densum Rchb. Längsschnitt durch das Gynostemium.
134. Trigonidium acuminatum Batem. Desgl.
135. Maxillaria variabilis Batem. Desgl.
136. Mormolyce ringens Schltr. Desgl.
137. Stipesbildung bei Ornithidium densum.
Tb = Tapetenbrücke, *Sp* = Stipesplatte. *Rk* = Rostellklebmasse.

In der Ausbildung des Rostellums stimmen die Maxillarinen in allem Wesentlichen mit der Gesamtheit der in der dritten Hauptgruppe zusammengefaßten Formen überein. Fig. 137 mag die Sache klar machen. Es findet sich an der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums die einschichtige Stipesplatte, während an der gegenüberliegenden Seite die Klebmasse entwickelt ist, die in ihrer Ausdehnung wie in allen früheren Fällen durch den reichen Plasmagehalt ihrer Zellen erkannt werden kann. Sie setzt sich fort in das Schleimgewebe

der Narbenhöhle, während Parenchymgewebe zwischen dem Komplex der die Klebmasse liefernden Zellen und denen der Stipesplatte eingeschaltet ist.

Was die Ausdehnung der Stipesplatte am Rostellum betrifft. so folgt sie von einer etwas größeren Tiefe in der Mitte abgesehen, im wesentlichen der der Klebmasse, im Gegensatz zu der Mehrzahl der Formen der später zu besprechenden Gruppen, wo die Stipesplatte als sehr langes Band entwickelt ist, eine Ausbildung, die sich übrigens auch bei der Maxillarine Ornithiidum Sophronitis[1]) findet.

Die im allgemeinen geringe Ausdehnung der Stipesplatte bei den Maxillarinen hat Pfitzer zu der irrtümlichen Ansicht geführt, als läge hier und bei ähnlichen Formen anderer Gruppen überhaupt keine Stipesbildung vor, als näherten sich derartige Formen vielmehr noch den früher besprochenen Formen, welche in der ersten und zweiten Hauptgruppe zusammengefaßt wurden. Es ist indes in der auch bei den Maxillarinen deutlich feststellbaren Ausbildung der Stipesplatte und der Zwischenschaltung parenchymatischen, sich nicht ablösenden Gewebes zwischen Stipesplatte und Klebmasse ein Kriterium von hinreichend eindringlicher Deutlichkeit gegeben, so daß eine weitere Widerlegung der Pfitzerschen Deutung sich erübrigt.

Lycastinae.

In der Anthere tritt hier gleichfalls durchwegs die Verbindungsbrücke zwischen den zwei Pollinien einer Theka auf, nur, wenigstens in den hier untersuchten Fällen, kräftiger ausgebildet als bei den Maxillarinen. Gleichfalls nimmt auch das Auftreten von sporogenem Gewebe in der Tapetenbrücke zu (Taf. XI, Fig. 2).

Wenn insoweit die untersuchten Formen: Lycaste Skinneri, Xylobium elongatum, Anguloa Ruckeri und Bifrenaria Harrisoniae übereinstimmen, so fand sich bei der letzteren auf den Präparaten, auf welchen die Brücke getroffen war, auch außerhalb derselben, jedoch in ihrer Nähe, die Umbildung einzelner steriler Zellen des Antherengrundgewebes in Zellen mit dem für die Tapete typischen Plasmareichtum und Vielkernigkeit. Es liegt nahe, hier die Anfänge einer noch größeren Verbreiterung der Tapetenbrücke zu sehen.

Die Ausbildung des Rostellums betreffend, so bildet es in seinen abwärts verlaufenden Flanken zusammen mit den entsprechenden Flanken der beiden Narben eine weite Narbenhöhle. Über diese ist die Mittelpartie des Rostellums meist in beträchtlicher Weite vorgezogen. Sie

1) Rchb.

trägt die Stipesplatte mit der darunter befindlichen Klebmasse. Dabei ist die Ausbildung von Stipes und Klebmasse eine mannigfaltigere als bei den Maxillarinen. Dieser Gruppe am nächsten steht Xylobium elongatum und X. pallidiflorum[1]). Hier springt die Rostellmitte fast noch nicht über den Narbenhöhleneingang vor: eine sehr kurze, halbmondförmig verbreiterte Stipesplatte auf der der Anthere zugewandten Rostellseite, auf der anderen Seite in annähernd derselben Breite, nur geringerer Tiefe eine Schicht Klebmasse liefernder Zellen, dazwischen bis fast an das apikale Ende des Rostellums reichend, eine Partie parenchymatischen Gewebes. Bei den übrigen Formen kommt

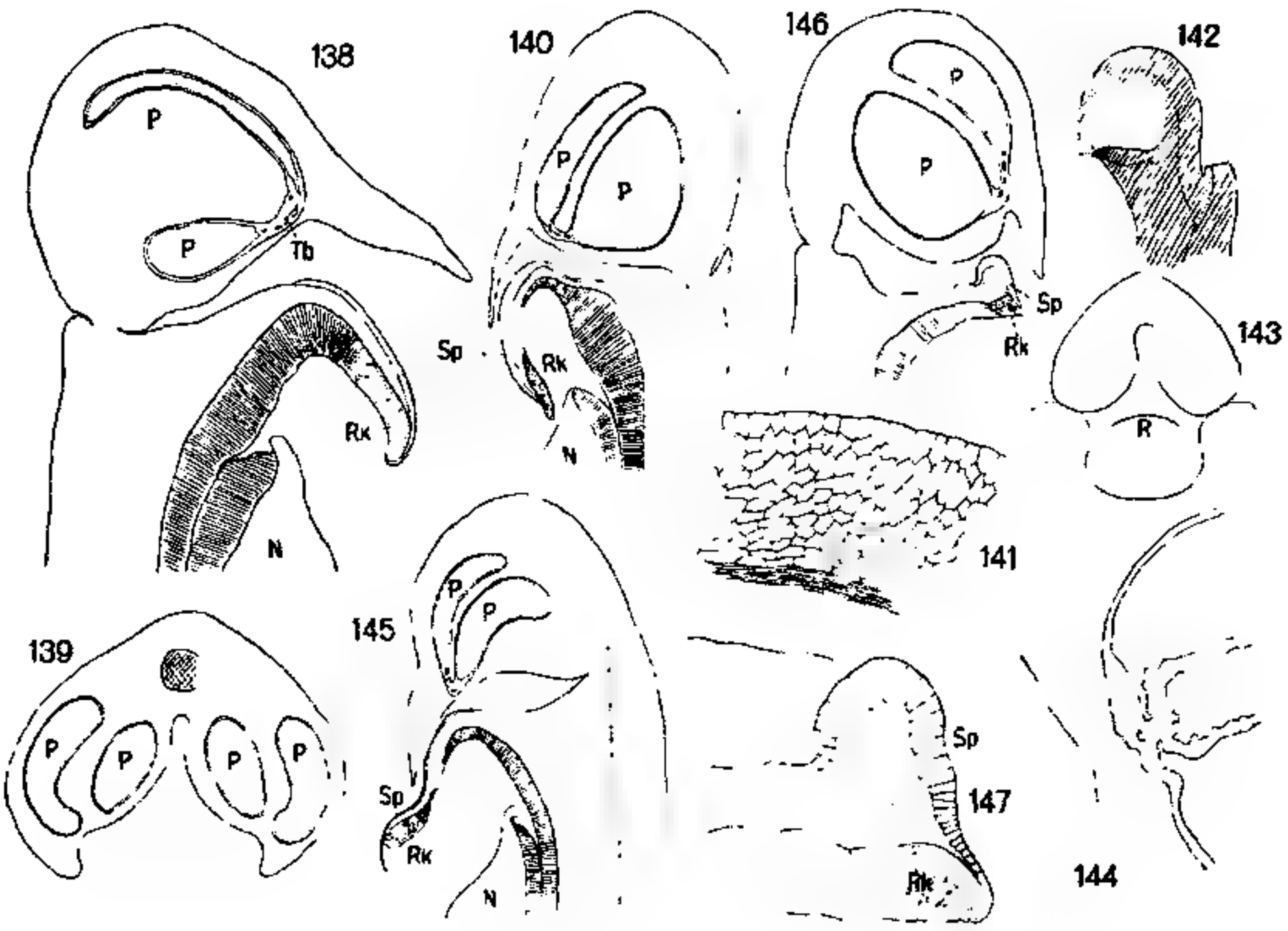


Fig. 138—147. **Lycastinae.**

138. Bifrenaria Harrisoniae Rchb.
139—144. Lycaste Skinneri Ldl.
139. Querschnitt durch die Anthere.
140. Längsschnitt durch die Säule.
141. Längsschnitt durch die Stipesplatte.
142—143. Sehr junge Entwicklungsstadien des Gynostemiums.
142. Gynostemium median längs durchgeschnitten.
143. Gynostemium von vorn.
144. Aus der Anthere: Die Verbindungsbrücke zweier Pollinien, stärker vergr.
145. Anguloa Ruckeri Ldl. Längsschnitt durch das Gynostemium.
146—147. Xylobium elongatum Hemsl.
146. Längsschnitt durch das Gynostemium.
147. Stipesbildung. Stipesplatte zum Teil bereits vom Rostellum abgelöst.

Tb = Tapetenbrücke, *Sp* = Stipesplatte, *N* = Narbe, *Rk* = Rostellklebmasse.

1) Nichols.

es dagegen zusammen mit der weiten Vorziehung der Mittelpartie des Rostellums zu einer sehr beträchtlichen Verlängerung der Stipesplatte. Dabei zeigen die Stipites der verschiedenen Gattungen und Arten sehr mannigfaltige Ausbildung, doch soll hierauf nicht näher eingegangen sein. Erwähnt sei nur noch, daß die Stipesplatte in der Mehrzahl der Fälle einer einzigen Epithelschicht entspricht, bei Lycaste Skinneri indes wohl durch Beteiligung des Grundgewebes vielschichtig ist.

Zygopetalinae.

Zygopetalum Mackayi (Fig. 159). Schließt sich sowohl hinsichtlich der Ausbildung der Anthere als auch des Rostellums sehr eng an die Lycastinen an. Die beiden Pollinien jeder Theka stehen wieder durch ein breites Band von Tapetenzellen in Verbindung (Taf. XI, Fig. 1). Das Rostellum springt in seiner Mittelpartie ein wenig über den Eingang zur Narbenhöhle vor. An seiner der Anthere zugewandten Seite kommt es zur Bildung einer sehr breiten mehrschichtigen Stipesplatte, während an der der Narbenhöhle zugewandten Seite des Rostellums die Klebmasse in ansehnlicher Breite entwickelt ist.

Cymbidiinae.

Hinsichtlich der Ausbildung des Rostellums schließt sich Cymbidium Lowianum im wesentlichen dem eben besprochenen Zygopetalum an. Die vor den Narbenhöhleneingang vorspringende Mittelpartie des Rostellums trägt an der der Anthere zugewandten Seite die ansehnlich breite, einschichtige Stipesplatte, die ihrerseits mit den Pollinien und der Rostellklebmasse in der mehrfach geschilderten Weise in Verbindung steht.

Was die Ausbildung von Anthere und Pollinien betrifft, so ist bei Cymbidium gleichfalls die bei den zuletzt besprochenen Gruppen gefundene Umbiegung der Anthere in der Mitte der Theken in extremster Durchführung wieder vorhanden. Zwischen den beiden Pollinien einer Theka ist es zu einer Vereinigung von sehr beträchtlichem Umfange gekommen.

Ehe auf die Besprechung der Pollinien eingegangen sei, scheint es zweckmäßig, die allgemeine Konfiguration der Anthere eingehender zu besprechen. Ein Längsschnitt nahe der Mediane des Gynostemiums zeigt, wie infolge der Umbiegung der Anthere in ihrer Mitte wieder auch die scheinbare, dem Labellum zugewandte Vorderseite der Anthere in Wirklichkeit von der oberen Hälfte der um 180° gebogenen Rückseite der Anthere eingenommen wird, während die morphologische

Vorderseite der Anthere auf die kleine Partie gegenüber dem Rostellum beschränkt ist. Das gleiche gilt natürlich für die Pollinien. Auch hier ist die morphologische vordere Flanke der Pollinien beschränkt auf die kurze Partie unmittelbar gegenüber dem Rostellum, während die rückwärtige Flanke, der Umbiegung der Anthere folgend, gleichfalls ihre obere Hälfte dem Labellum zuwendet (Fig. 153, die im Wachstum geförderte hintere Flanke des Polliniums ist schraffiert). Demnach

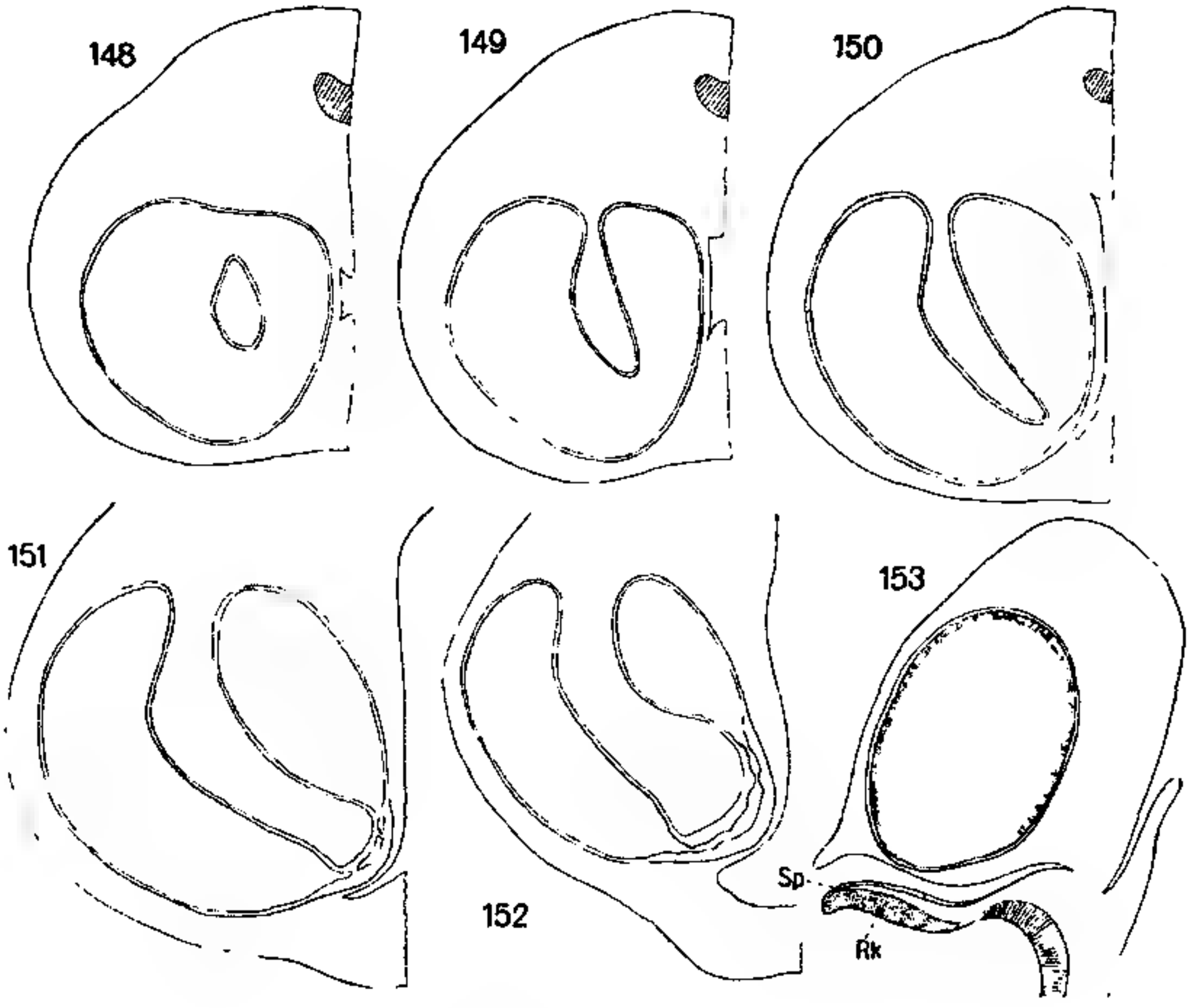


Fig. 148 -153. Cymbidiinae.
Cymbidium Lowianum Rchb.
148–152. Querschnitte durch die Anthere.
153. Längsschnitt durch das Gynostemium.

werden Querschnitte durch die Anthere, die so geführt sind, daß sie quer zur Längsachse des ganzen Gynostemiums gehen, zweimal die hintere Flanke der Pollinien quer treffen, während ihre vordere Flanke auf den tiefsten Schnitten tangential getroffen wird. Die Figuren 148 bis 152 geben fünf Querschnitte wieder, welche durch die Anthere in der eben angegebenen Weise geführt sind. Fast man nur die hintere Flanke der beiden Pollinien einer Theka ins Auge, so sind diese nahe der Basis der Theka zunächst nicht vereinigt (Fig. 152—149 hinten).

Die Vereinigung findet erst statt nahe vor der Umbiegung der Anthere. nahe ihrer oberen (aber nicht morphologischen) Spitze (Fig. 148 hinten); derselbe Schnitt zeigt vorne die vereinigten hinteren Flanken nochmals getroffen, also nach ihrer Umbiegung, wobei die Vereinigung der beiden Pollinien nun in ihrer ganzen Breite vorliegt. Diese zeigt sich nochmals auf dem Schnitt (Fig. 149 vorne), um dann allmählich (Fig. 150 vorne) an Breite wieder abzunehmen. Gleichzeitig verbreitet sich nun die Tapete. Schließlich noch mehr gegen die morphologische Spitze der Anthere zu unterbricht die Verbindung zwischen dem sporogenen Gewebe beider Pollinien stellenweise ganz, nur einzelne Bruchstücke oder ein schmales Band sporogenen Gewebes findet sich noch in der breiten Tapetenbrücke (Fig. 152 und 152 vorne). Ein noch tieferer Schnitt endlich trifft die Pollinienvorderseite tangential. Auch hier setzt sich die Verbindung beider Pollinien durch die Tapetenbrücke fort.

Vergleicht man die Verhältnisse von Cymbidium mit denen der oben besprochenen Maxillarinen, Lycastinen und Zygopetalum. so ergibt sich ohne weiteres die Übereinstimmung bei der Betrachtung von Querschnitten durch die Anthere nahe ihrer morphologischen Spitze. Hier wie dort ist die Stelle der morphologischen Spitze der Pollinien durch eine Tapetenbrücke, in welche sich sporogenes Gewebe eingestreut findet, verbunden. Indem nun aber bei Cymbidium die Verbindung beider Pollinien von der Spitze aus eine immer innigere wird, indem es zunächst zur Bildung einer immer breiteren Brücke von Tapeten und sporogenem Gewebe kommt, schließlich gegen die Mitte der hinteren Flanken der Pollinien ein Zusammenfließen dieser in ganzer Breite stattfindet, unterscheidet sich Cymbidium wesentlich von den bisher betrachteten Formen, wo die Verbindung der Pollinien allein auf die Gegend nahe der morphologischen Spitze beschränkt ist.

Die hier bei Cymbidium vorliegende breite Brücke der Pollinien ist von den älteren Autoren, welche die Sache nicht genauer untersucht haben, mehrfach als Caudiculabildung, ähnlich wie bei den Formen der ersten Hauptgruppe, angesprochen worden. Es ergibt sich indes aus dem genaueren Vergleich einer Laelia oder Cattleya mit Cymbidium ohne weiteres, daß es sich bei den ersteren handelt um Zerteilung eines Polliniums, bei Cymbidium dagegen um die streckenweise Verbindung zweier Pollinien. Indem bei Cymbidium die beide Pollinie verbindende Brücke stellenweise nur als ein bis zwei Zellschichten schmales Band sporogenen Gewebes entwickelt ist und nach Öffnung der Theken leicht von der Hauptmasse der Pollinien abreißt, kommt ein Gebilde zustande, das, ganz oberflächlich betrachtet, zwar der

Caudicula einer Laelia oder Cattleya gleicht, morphologisch indes die Berechtigung jeden Vergleiches entbehrt. Daraus ergibt sich ohne weiteres die Unhaltbarkeit der Versuche, in Cymbidium eine Übergangsform zwischen den Epidendreen und Vandeen des Bentham'schen Systmes zu sehen und daraus, wie Pfitzer das tat, die Unbrauchbarkeit des Bentham'schen Systems abzuleiten.

Cyrtopodiinae.

Cyrtopodium palmifrons zeigt in der Anthere und den Pollinien zunächst dieselbe extreme Biegung, die bei Cymbidium vorlag. Daneben ist es bei den Pollinien einer Theka zur Vereinigung auf eine noch größere Strecke gekommen. Während bei Cymbidium die hinteren Flanken der Pollinien erst unmittelbar vor der Umbiegung der Anthere zusammenfließen, tritt die Vereinigung hier bereits an ihrem unteren Ende ein, erstreckt sich also über die ganze Länge der Polli-

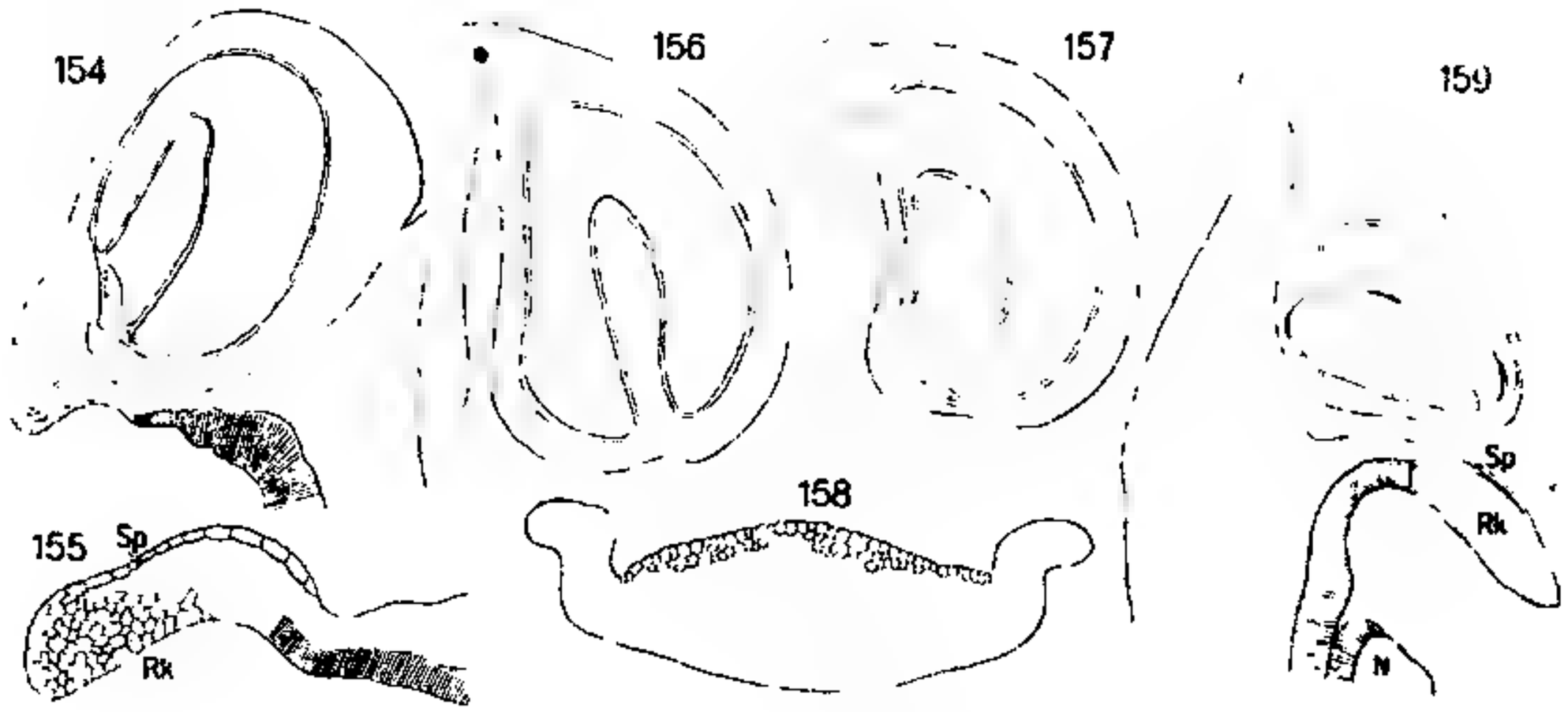


Fig. 154—159. **Cyrtopodiinae und Lygopetalinae.**

154—158. Cyrtopodium palmifrons Rchb.
154. Längsschnitt durch das Gynosteminm, 155. Stipesbildung.
156—157. Querschnitte durch die Anthere.
158. Querschnitt durch das Rostellum; die Zellen der Stipesplatte eingezeichnet.
159. Zygopetalum Mackayi Hook.
Rk = Rostellklebmasse; *Sp* = Stipesplatte; *N* = Narbe.

nien. Fig. 156 zeigt die Anthere unmittelbar über ihrer morphologischen Spitze getroffen. Die Vereinigung der hinteren Pollinienflanken ist bereits vollzogen. Höher geführte Querschnitte (Fig. 157) zeigen die hinteren Flanken der Pollinien wieder doppelt getroffen, hinten noch in ganzer Breite miteinander verbunden, vorne nur durch eine breite Tapetenbrücke mit eingestreuten einzelnen Zellen sporogenen Gewebes. Die Ausdehnung der Pollinienvorderseite ist ähnlich wie bei Cymbidium auf die kurze Strecke dem Rostellum gegenüber beschränkt.

Hinsichtlich der Ausbildung des Rostellums nähert sich Cyrtopodium in der Entwicklung einer nur kurzen aber sehr breiten Stipesplatte wieder den Formen der Maxillarinen. Im übrigen ist von Interesse, daß der infolge Beteiligung von Grundgewebe an seinem Aufbau im allgemeinen mehrschichtige Stipes in der Mitte nur einschichtig ausgebildet ist. Es wird bei Betrachtung der Sarcanthinen auf Fälle aufmerksam zu machen sein, wo es am Rostellum zur Ausbildung zweier getrennter Stipites, je einen für die Pollinien jeder Theka, kommt. Hier bei Cyrtopodium mag der erste Schritt hierzu vorliegen. Man darf sich nur die einschichtige Mittelpartie des Stipes soweit rückgebildet denken, daß es nicht mehr zur Ausbildung charakteristischer Stipeszellen kommt, um auch hier die Zweiteilung der Stipesplatte vollzogen zu sehen.

*

Die im folgenden zu betrachtenden Gruppen sind vornehmlich dadurch charakterisiert, daß, abgesehen von wenigen Ausnahmen, die Pollinien jeder Tkeka in mehr als der Hälfte ihrer Länge miteinander in ganzer Breite zusammenfließen. Dabei geht gegen das obere Ende der Pollinien zu an den Verbindungsstellen das sporogene Gewebe ganz unvermittelt in eine sehr breite Tapetenbrücke über, die in einzelnen Fällen sogar noch erheblich über das vordere Ende der Pollinien hinaus ausgedehnt ist.

Die Umbiegung der Anthere betreffend, so findet sie gleichfalls durchwegs in jungen Stadien statt. Dabei finden sich wieder Fälle, z. B. die Oncidiinen, Ada und Gomeza, wo, ganz wie bei den zuletzt betrachteten Formen, die Umbiegung der Anthere annähernd in ihrer Mitte erfolgt, so daß die morphologischen Verhältnisse der Anthere allein ins Auge gefaßt, die beiden erwähnten Gattungen mit den eben betrachteten Formen vollkommen übereinstimmen. In der überwiegenden Mehrheit der Oncidiinen indes und soweit untersucht insgesamt bei den Formen der Gongorinen, Sarcanthinen und Catasetinen ist die Biegung der Anthere so durchgeführt, daß sie nicht in der Mitte der Anthere stattfindet, sondern ausgeführt wird durch entsprechendes Wachstum der untersten Partie der Anthere oder des Filaments. Damit werden die Theken selbst von der Umbiegung der Anthere nicht betroffen, nur daß ihre obere, dem Konnektiv abgewandte Seite nicht in die Vertikale des Gynostemiums fällt, sondern dazu horizontal liegend dem Rostellum zugewandt ist.

In dieser Hinsicht sehr klar liegen die Verhältnisse bei den

Gongorinae.

Längsschnitte durch das Gynostemium zeigen deutlich die Umbiegung der Anthere nahe dem basalen Ende der Theken, so daß diese selbst bei der Umbiegung kaum in Mitleidenschaft gezogen sind. Querschnitte durch die Anthere — es handelt sich um Schnitte, die quer zur Längsachse der Theken und ungefähr im Winkel von 45° zur Längsachse des Gynostemiums geführt sind — zeigen die Vereinigung der dem Konnektiv zugewandten Partien der Pollinien in jeder Theka. Diese

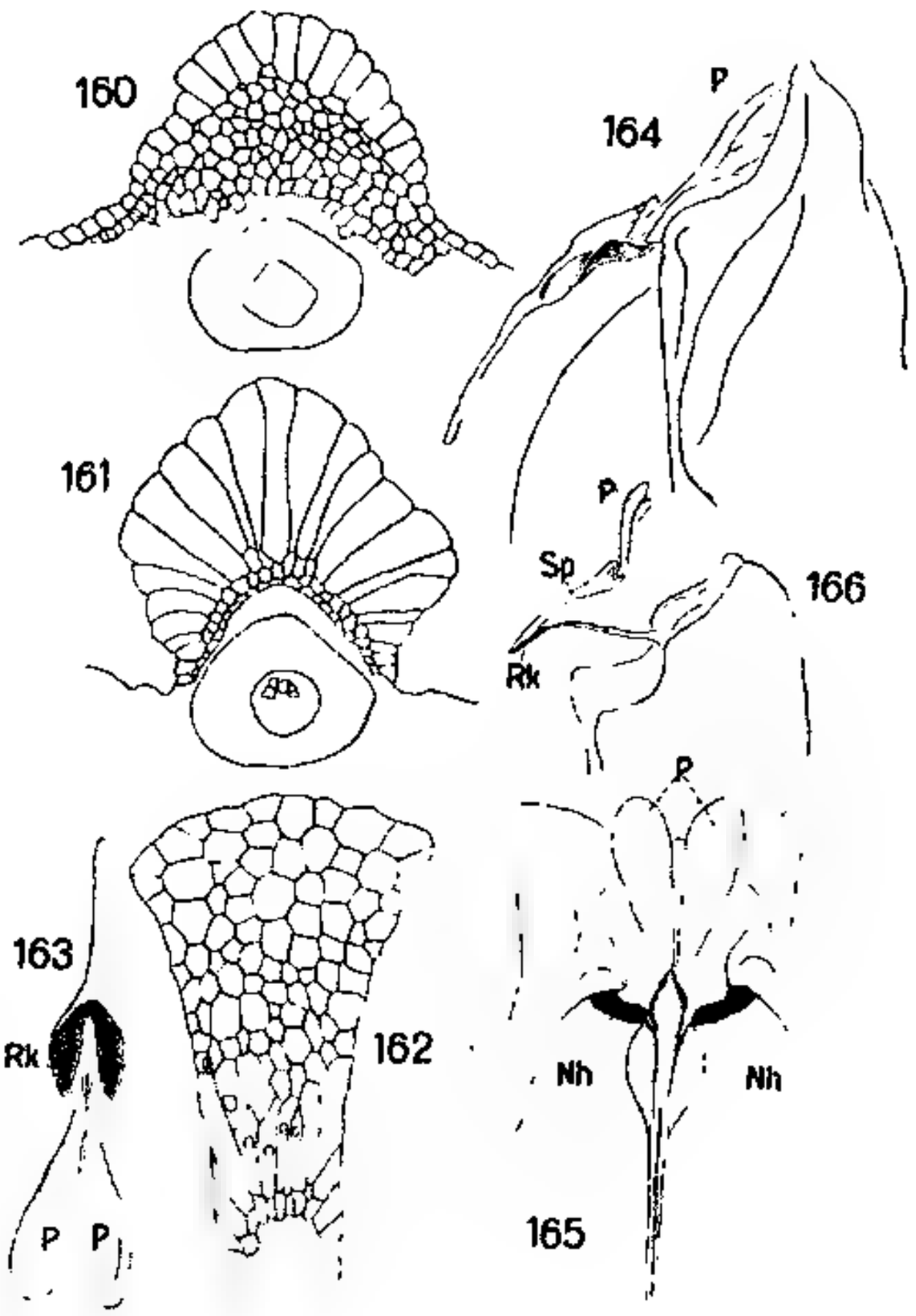


Fig. 160—166. **Gongorinae.**

160—165. Stanhopea tigrina Batem. Die beiden Kreise in der Mitte bezeichnen den Umfang des Leitbündels und des es umgebenden Sklerenchymmantels.

160—162. Querschnitte durch die Stipesplatte. Vgl. die Figuren 171, 172 und 175.

163. Pollinarium.

164. Gynostemium aus einer geöffneten Blüte, von der Seite.

165. Desgl. von vorn

166. Gongora galeata Rchb. Gynostemium von der Seite. Stipes zur Hälfte abgenommen.

P = Pollinium; *Sp* = Stipesplatte; *Rk* = Rostellklebmasse; *Nh* = Narbenhöhle.

Vereinigung erstreckt sich über annähernd zwei Drittel der Polliniumlänge, bis dann das sporogene Gewebe der Pollinien getrennt erscheint, während die Tapete an den einander zugekehrten Seiten der beiden Pollinien, erheblich verbreitert, zusammenfließt (Taf. XII, Fig. 1). Dabei sind zwischen den Tapetenzellen vereinzelt Zellen sporogenen Gewebes eingestreut. Das ist der Fall bei Stanhopea oculata[1]) und Stanh. tigrina. Bei Gongora galeata stimmt die Ausbildung der Pollinien

1) Ldl.

insoweit mit Stanhopea überein, als auch hier die Pollinien fast in ganzer Länge an der Konnektivseite zusammenfließen, und insofern als dann nach Trennung der beiden Pollinien wieder die Tapete auf den einander zugekehrten Seiten sich erheblich verbreitert; nur daß es hier nicht zu einem Zusammenfließen beider Tapeten kommt[1]).

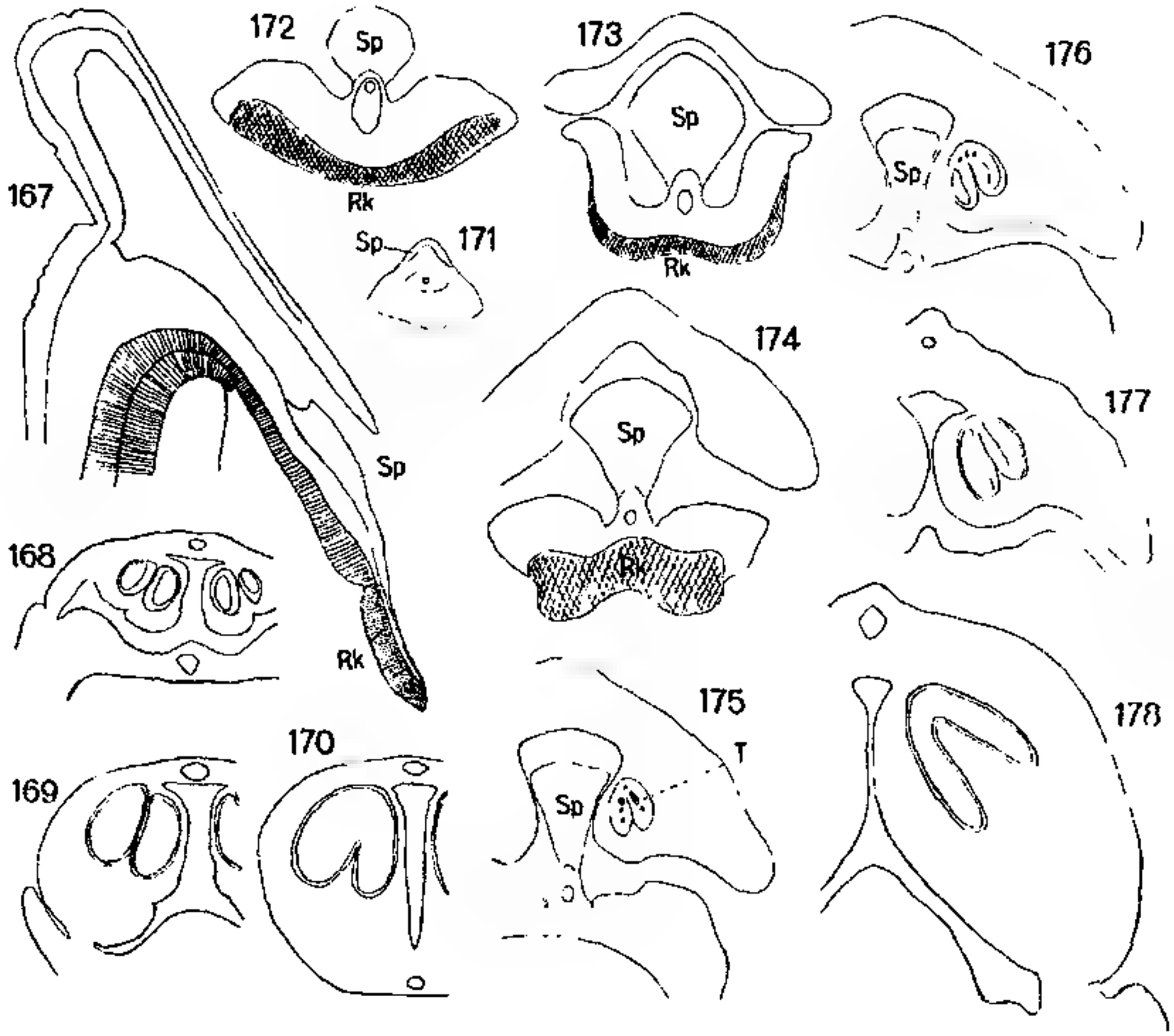


Fig. 167—178. **Gongorinae.**

167—170. Gongora galeata Rchb.
167. Medianer Längsschnitt durch das Gynostemium.
168—170. Querschnitte durch die Anthere, von der Spitze nach der Basis zu.
171—178. Stanhopea tigrina Batem.
Querschnitte durch die den Stipes enthaltende Rostellpartie und durch die Anthere.
T = Tapete; *Rk* = Rostellklebmasse; *Sp* = Stipesplatte.

In der Stipesbildung der beiden Gattungen fällt zunächst die überaus weite Hervorragung des Rostellums über den hier sehr engen Narbeneingang auf.

1) Es erübrigt sich wohl darauf hinzuweisen, daß auch hier wieder, wie in allen folgenden Fällen, aus der nahe der Pollinienspitze beträchtlich vergrößerten Tapete jene Klebmasse hervorgeht, welche zur Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte dient.

Bei Gongora galeata liegen die Verhältnisse ähnlich noch wie bei der Mehrzahl der besprochenen und noch zu besprechenden Formen. An der der Anthere zugekehrten Seite des Rostellums kommt es zur Bildung einer sehr langen und besonders am hinteren Ende sehr vielschichtigen Stipesplatte, welche in dem parenchymatischen Gewebe des Rostellums etwas eigesenkt liegt. Bei der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums setzt sich zunächst die Schleimschicht noch bis drei Fünftel der Länge der Stipesplatte fort, um am vorderen Ende unvermittelt in das die Klebmasse liefernde Gewebe überzugehen. Klebmasse und Stipesplatte lösen sich bei einem Stoß von unten in der in Fig. 166 angedeuteten Weise ab, während das breite Parenchymgewebe dazwischen an der Säule erhalten bleibt.

Bei Stanhopea oculata und St. tigrina sind zunächst an dem über die Narbenhöhle vorstehenden Rostellum zwei Partien zu unterscheiden, eine breitere hinten und eine lang ausgezogene und sehr schmale, vorne die, im wesentlichen aus Parenchymzellen aufgebaut, erst in sehr späten Knospenzuständen durch Streckungswachstum der apikalen Rostellpartie hervorgeht. An der breiteren hinteren Rostellpartie ist an der der Anthere abgewandten Seite eine breite Schicht Klebmasse liefernder Zellen entwickelt, während an der der Anthere zugewandten Seite eine der Stipesplatte im allgemeinen entsprechende Bildung sich findet, deren zellulären Aufbau die Querschnitte 160—162 wiedergeben. Dabei stellt Fig. 162 die Vergrößerung der Stipespartie der Fig. 175 dar, während Fig. 161 der Fig. 172 und Fig. 160 der Fig. 171 entspricht. Mit Fortnahme der Klebmasse und der der Stipesplatte entsprechenden Partie löst sich auch das parenchymatische Zwischengewebe, im Gegensatz zu allen übrigen betrachteten Formen, von der Säule ab. Lediglich das das Parenchymgewebe durchziehende Leitbündel mit seinem sehr mächtig entwickelten Sklerenchymmantel bleibt am Rostellum erhalten.

Oncidiinae.

Es wurde bereits weiter oben darauf hingewiesen, daß innerhalb dieser Gruppe sich Formen finden, bei denen die Umbiegung der Anthere in der für Cymbidium und damit verwandten Formen charakteristischen Weise erfolgt. Daneben finden sich Formen, bei welchen die Umbiegung an der Antherenbasis ausgeführt wird.

Indem bei diesen die Verhältnisse der Pollinien leichter zu verfolgen sind, sei mit ihrer Betrachtung begonnen. Oncidium excavatum und Odontoglossum pulchellum stimmen in betreff

der hier zu besprechenden Verhältnisse im wesentlichen überein, so daß sie gemeinsam besprochen seien. Der in der Nähe der Mediane geführte Längsschnitt (Fig. 179) zeigt die beiden Pollinien einer Theka getroffen und ihre vorderen Enden umhüllt von einer reichlich und über die Pollinienspitzen hinaus entwickelten Tapetenkappe, die sich einheitlich über beide Pollinien erstreckt.

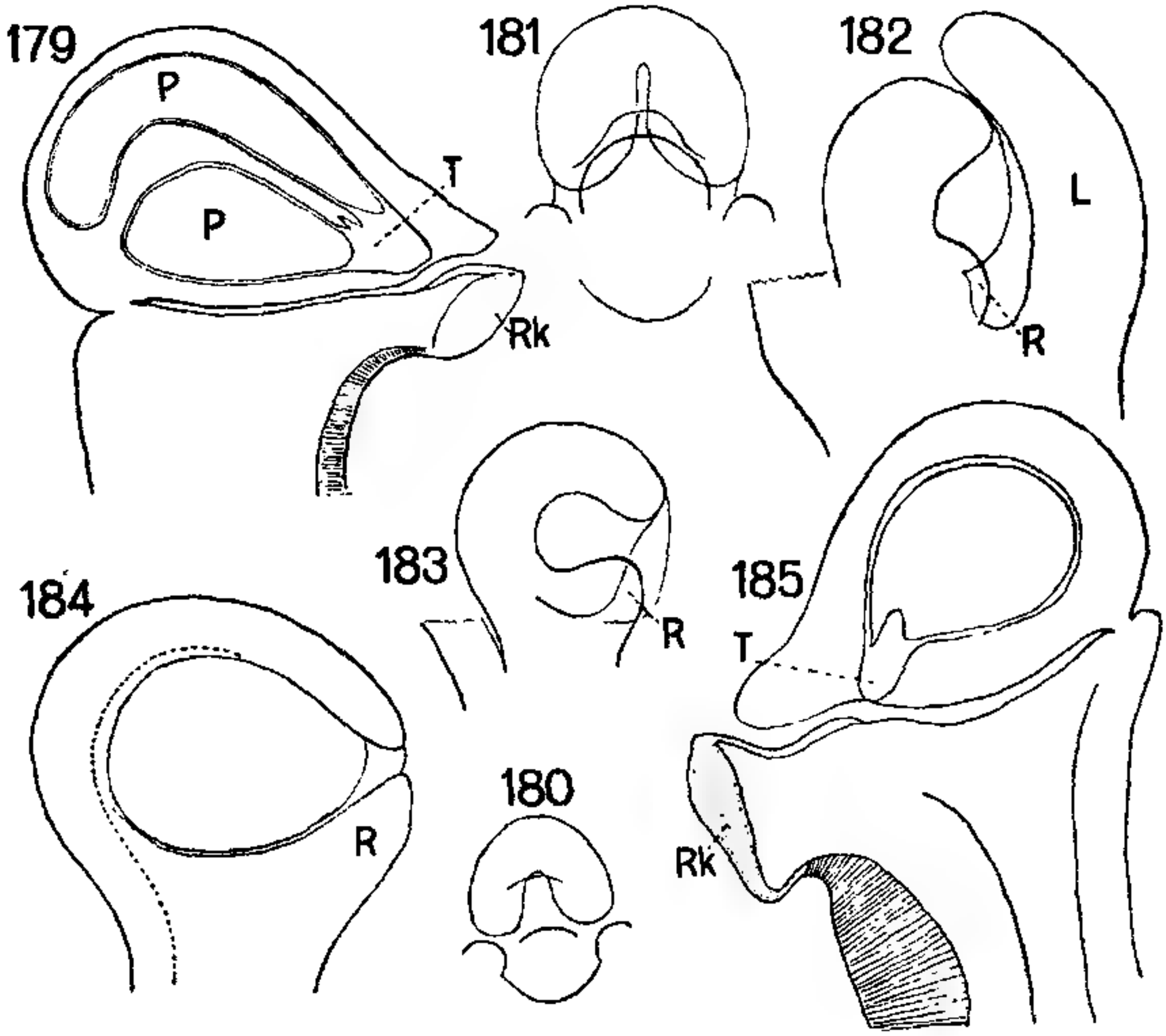


Fig. 179—185. **Oncidiinae.**

179—184. Oncidium excavatum Ldl.
179. Längsschnitt durch das Gynostemium.
180—181. Gynostemium aus verschieden jungen Knospen freipräpariert.
182—184. Gynostemium aus verschieden jungen Knospen, längsdurchschnitten.
185. Gomeza planifolia Klet Rchb. Längsschnitt durch das Gynostemium.
R = Rostellum, *T* = Tapete; *Rk* = Rostellklebmasse.

Querschnitte durch die Anthere — es handelt sich um Schnitte, die parallel zur Vorder- und Rückseite des Gynostemiums und damit quer zur Längsachse der Theken der um 90° gebogenen Anthere geführt sind — zeigen im unteren Teil der Theken die beiden Pollinien an ihren der Konnektivseite zugekehrten Flanken miteinander vereinigt,

und zwar zunächst in ihrer ganzen Breite (Fig. 191), bis gegen das vordere Ende zu das Verbindungsstück zwischen den beiden Pollinien an Breite allmählich abnimmt (Fig. 190) und schließlich auf Schnitten, noch mehr dem vorderen Ende genähert, die beiden Pollinien völlig getrennt erscheinen (Fig. 189—187). Gleichzeitig zeigt sich eine Verbreiterung der Tapete an den einander zugekehrten Seiten der Pollinien jeder Theka

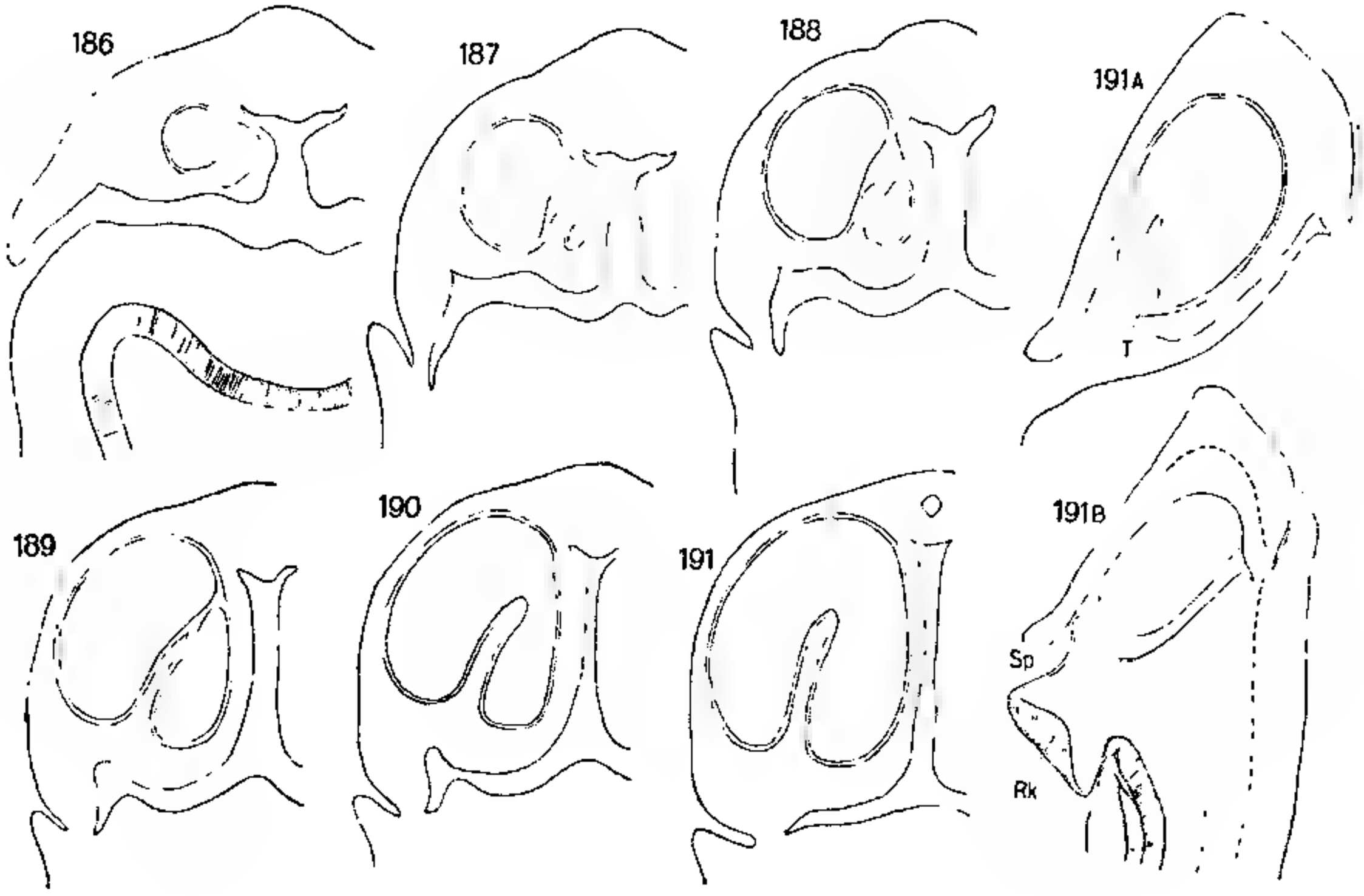


Fig. 186—191. **Oncidiinae.**

186—191. Odontoglossum pulchellum Batem.
Querschnitte durch eine Theka der Anthere, von der Spitze nach der Basis fortschreitend.

191 A und B. Cochlioda Noezliana Rolfe.
A. Längsschnitt durch eine Theka der Anthere.
B. Längsschnitt durch das Gynostemium in der Mediane.

derart, daß schließlich zwischen den nun getrennten Pollinien die Tapete in ganzer Breite eingefügt ist, bis zuletzt auf Schnitten ganz nahe der Spitze der Anthere die Pollinien nicht mehr und nur noch die breite Tapetenkappe quer getroffen sich zeigt. In dieser weit das Pollinienende überragenden Tapetenkappe, die für sämtliche Oncidiinen-Arten charakteristisch ist, ist ein wesentlicher Unterschied gegeben gegenüber den Sarcanthinen, deren Rostellum und Anthere im wesentlichen die gleiche Entwicklung und Ausbildung zeigt, bei denen die Tapete aber wohl an den einander zugekehrten Polliniewänden sehr mächtig entwickelt ist, nie jedoch über die Pollinienenden hinausgreift.

Daß es sich bei derjenigen Partie der Anthere, welche die Tapetenkappe der Pollinie enthält und die der Rostellplatte zunächst liegt, tatsächlich um die morphologische Spitze der Anthere handelt, wie das von vornherein aus der Lage des Konnektivflügels zu erschließen ist, geht unmittelbar hervor aus der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung.

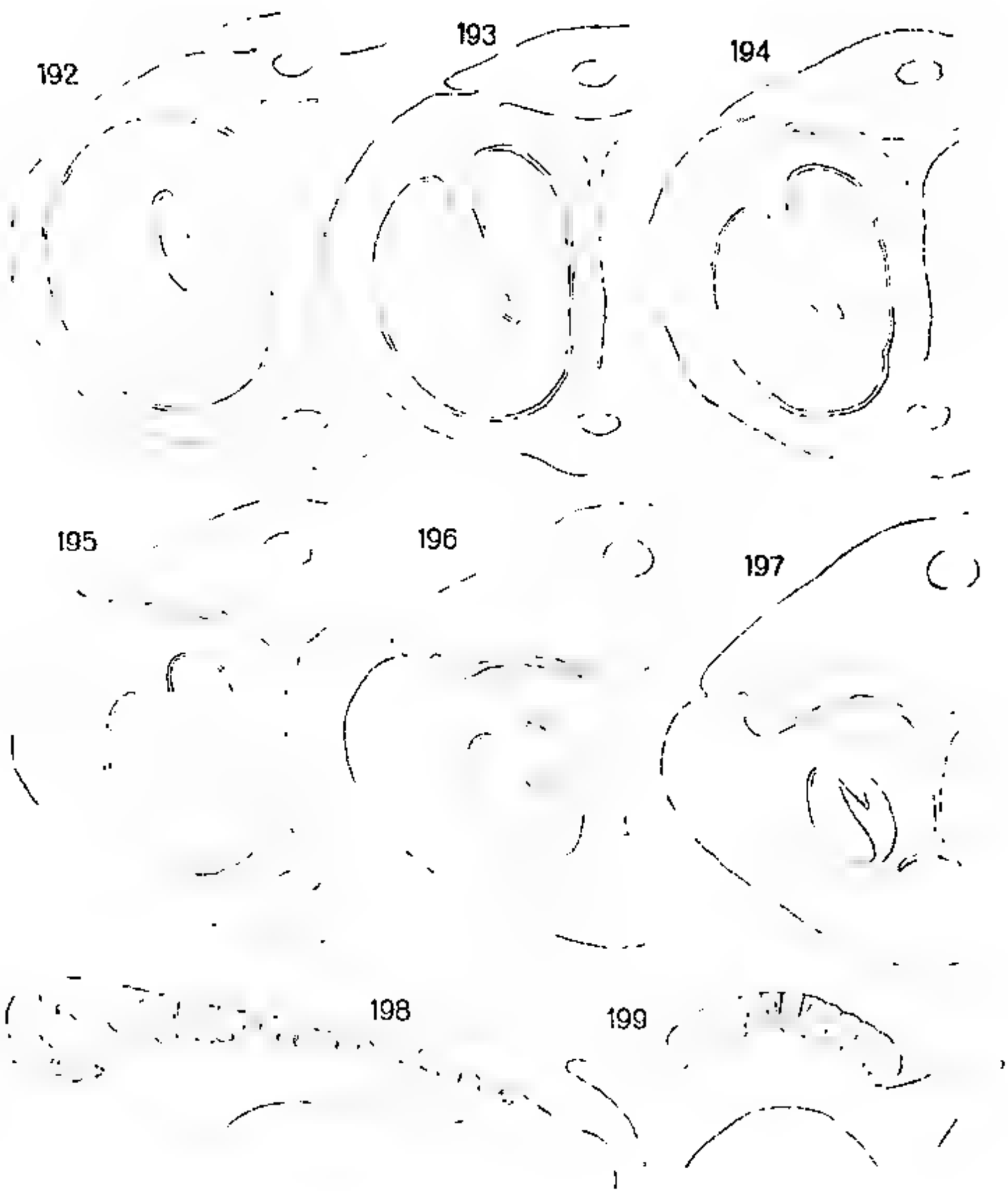


Fig. 192—199. **Oncidiinae.**

192—197. Ada aurantiaca Ldl.
Querschnitte durch die Anthere, von der scheinbaren Spitze gegen das Rostellum zu.

198—199. Odontoglossum pulchellum Batem.
198. Längsschnitt durch die Stipesplatte.
199. Querschnitt durch die Stipesplatte.

Man sieht auf freipräparierten, in der Mediane durchschnittenen Gynostemien deutlich, wie auf dem jüngsten Stadium (Fig. 182) die Anthere noch fast aufrecht steht: in älteren Stadien an der Basis all-

mählich umbiegend (Fig. 183), geht die Anthere schließlich zur völlig horizontalen Lage über (Fig. 184, der im wesentlichen der Längsschnitt [Fig. 179] entspricht). Die Fig. 180 und 181 geben die Frontalansichten wieder von Gynostemium, wie sie die Fig. 182 bzw. 183 längsgeschnitten zeigen.

Neben solchen Formen mit schließlich vollkommen horizontal gelagerter Anthere finden sich im Cochlioda Noezliana (Fig. 191 A u. B), Brassia verrucosa[1]) und im Extrem noch in Miltonia vexillaris[2]) Formen, bei welchen nicht nur eine Horizontallage der Anthere, sondern durch besonders starkes Wachstum der Außenpartie der Konnektivbasis die Anthere nahezu wieder vertikal nur mit der Spitze nach abwärts, also um 180° gebogen, sich findet.

Das ist insofern von Interesse, weil derartige Formen überleiten zu den später zu besprechenden Catasetinen, bei welchen die Verhältnisse noch dadurch extremer liegen, als es hier nachträglich noch zur Verwachsung von Konnektiv und der gegen dasselbe zugewandten Vorderseite der Anthere kommt.

Es erübrigt noch die Besprechung der Fälle, wo die Biegung annähernd in der Mitte der Anthere sich vollzieht, wie bei Ada aurantiaca und Gomeza planifolia. Der Längsschnitt durch das Gynostemium von Gomeza planifolia (Fig. 185) zeigt wieder die sehr mächtige Entwicklung der Antheren- und damit auch der Pollinienrückseite, während die Vorderseite auf die kurze Partie unmittelbar dem Rostellum gegenüber beschränkt ist. An dem einen getroffenen Pollinium ist deutlich wieder am vorderen Ende die Tapetenkappe zu sehen. Querschnitte durch Ada aurantiaca zeigen mutatis mutantis die völlige Übereinstimmung mit Bildern, wie sie sich bei Cymbidium ergaben. Die Schnitte, die quer zur Längsachse des ganzen Gynostemiums geführt sind, zeigen zunächst in Fig. 192 die Stelle der Umbiegung der Anthere getroffen, um dann gleichzeitig allmählich gegen Basis und Spitze der Anthere zu vorzugehen. Die Pollinienverbindung innerhalb einer Theka ist wieder auf der Konnektivseite der Pollinien ausgebildet. Dabei bleiben die Pollinien in ihrer basalen Partie zunächst frei (hinterer Teil der Schnitte 195, 194, 193). An der Antherenumbiegungsstelle beginnt die Vereinigung. Fig. 192 zeigt die Vereinigung der hinteren Flanken der beiden Pollinien zweimal getroffen, wobei in der hinteren Partie der Figur die Pollinienflanken unmittelbar nach ihrem Zusammen-

---

1) Ldl.
2) Nichols.

fließen, im vorderen Teil der Figur nach ihrer Umbiegung getroffen sind. Dabei ist hier bereits die Vereinigung der Pollinien in ihrer ganzen Breite erreicht. Dann nimmt gegen die Spitze zu die Breite der Verbindung wieder allmählich ab (Fig. 194 vorne), bis es schließlich zur völligen Trennung der sporogenen Partien der Pollinien kommt, die aber durch die mächtig entwickelte, von beiden Seiten her zusammenfließende Tapete zusammengehalten werden (Fig. 195—197). Auch hier erstreckt sich die Tapete wieder über die apikalen Enden der Pollinien hinaus.

Ebenso einheitlich und gleichförmig wie die Ausbildung der Pollinien ist die des Rostellums. Allen untersuchten Arten ist gemeinsam die Abstumpfung des apikalen Rostellendes. Dabei liefert als Fortsetzung des Schleimgewebes der Narbenhöhle ein mehrere Zellagen tiefes Gewebe die Rostellklebmasse, während an der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums eine mittlere Partie der Epidermis zur Stipesplatte umgebildet ist, deren Zellen durch hufeisenförmige Wandverdickungen ausgezeichnet sind (Fig. 198 u. 199).

Sarcanthinae.

Die Gruppe ist hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien gegenüber der vorher betrachteten Gruppe der Oncidiinen gut charakterisiert. Die Vergrößerung der Tapete, die wie bei allen bisher besprochenen Formen auch hier sich wieder findet, erfolgt jeweils an den einander zugekehrten Partien der Pollinien, und zwar in der oberen Hälfte und hier wieder an den gegen innen und dem Konnektiv zugewandten Flanken (Taf. XII, Fig. 2 und 3).

Die Anthere selbst zeigt bei der Gruppe regelmäßig die Umbiegung unmittelbar an ihrer Basis, so daß die Theken selbst von der Umbiegung nicht erfaßt werden.

Hinsichtlich der Vereinigung der Pollinien bewegt sich die Gruppe zwischen den beiden möglichen Extremen: einerseits, daß die Pollinien ganz getrennt bleiben, das ist der Fall bei Renanthera Imschootiana und einigen anderen, oder die Pollinien einer Theka sind am vorderen und hinteren Ende jeweils miteinander vereinigt, wie z. B. bei Anocentrum miniatum und Sarcochilus teres[1]), während in der Mehrzahl der Fälle die Vereinigung der Pollinien nur an deren einer, und zwar der dem Konnektiv zugekehrten Seite erfolgt.

Ein derartiger Fall liegt vor z. B. bei Aerides odoratum. Die

1) Rchb. f.

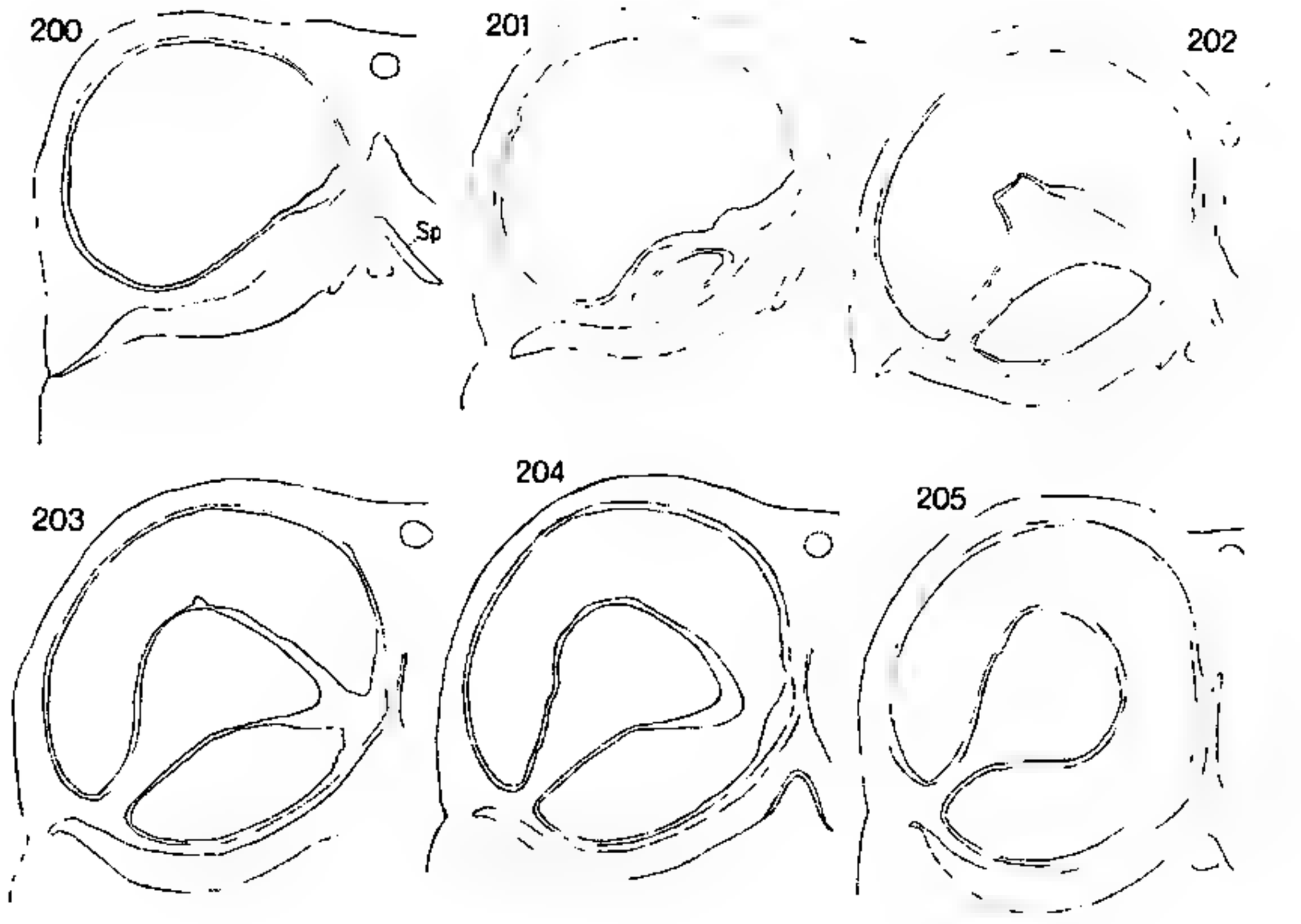


Fig. 200—205. **Sarcanthinae.**

200—205. Aerides odoratum Lour. Querschnitte durch die eine Theka der Anthere, von der Spitze gegen die Basis zu fortschreitend.

Fig. 200—205 zeigen Querschnitte durch die Anthere. Fig. 205, wo die Anthere nahe ihrer Basis getroffen ist, zeigt die Vereinigung beider Pollinien einer Theka auf deren Konnektivseite in ganzer Breite. Gegen die Spitze der Anthere fortschreitend, beginnt dann eine allmähliche Verschmälerung des die beiden Pollinien verbindenden Zwischenstückes aus sporogenem Gewebe, während die Tapete sich verbreitert (Fig. 204), bis schließlich die sporogenen Massen beider Pollinien nicht mehr zusammenhängen und nur die breite Tapete die Verbindung zwischen ihnen aufrecht erhält (Fig. 203). Nahe dem Ende der Theken hört auch

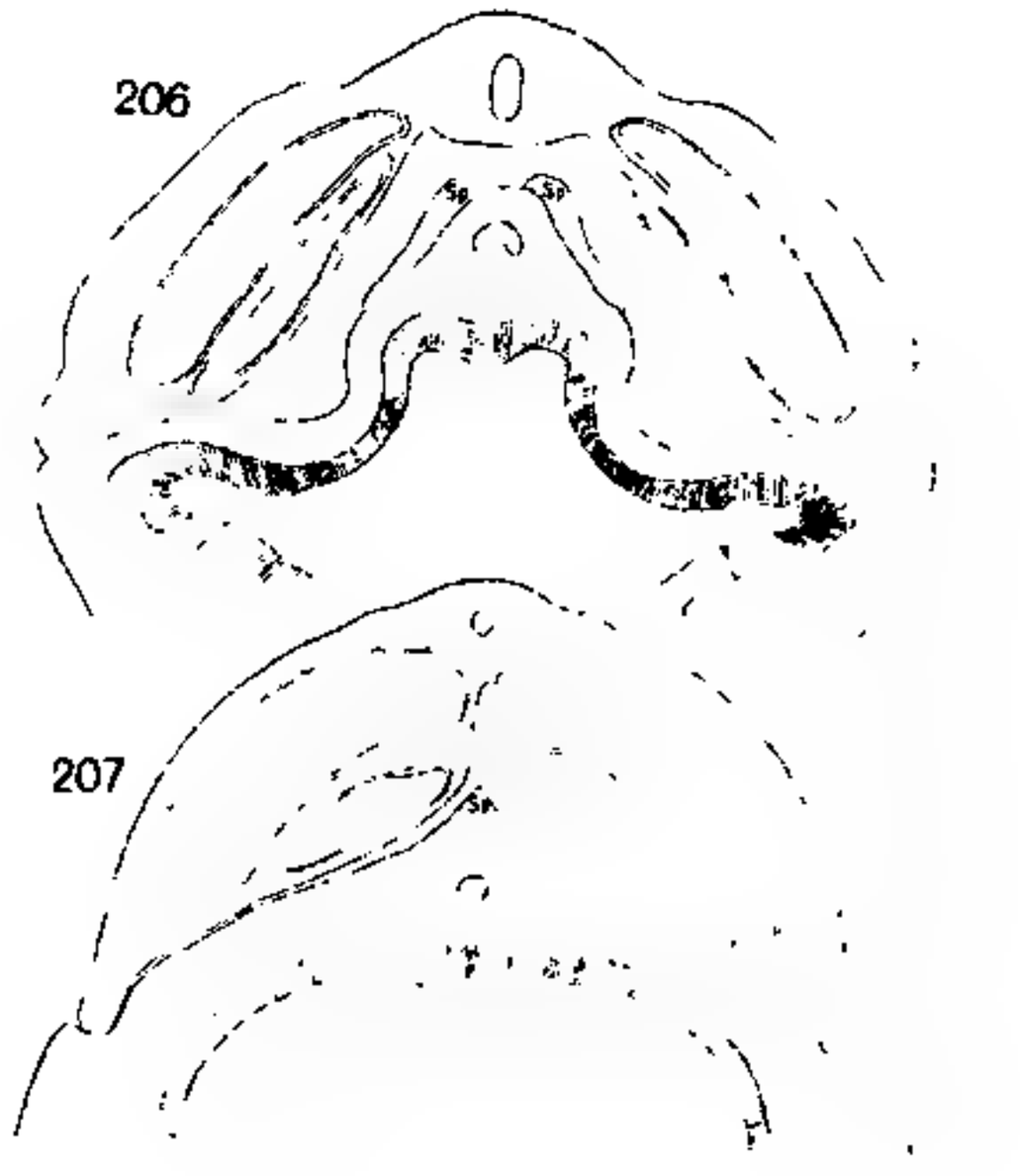


Fig. 206—207. **Sarcanthinae.**

206. Angraecum sesquipedale Thou. Tangentialschnitt durch das Gynostemium.

207. Angraecum eburneum Bory. Deegl.

die Verbindung mittels der Tapete zwischen den Pollinien auf, lediglich an den einander zugekehrten Seiten, und an der Stelle, wo weiter gegen die Mitte zu die Vereinigung der Pollinien erfolgt, bleibt für eine Strecke die Tapete noch verbreitert (Fig. 202 und 201), bis sie schließlich ganz am oberen Ende der beiden Pollinien wieder die

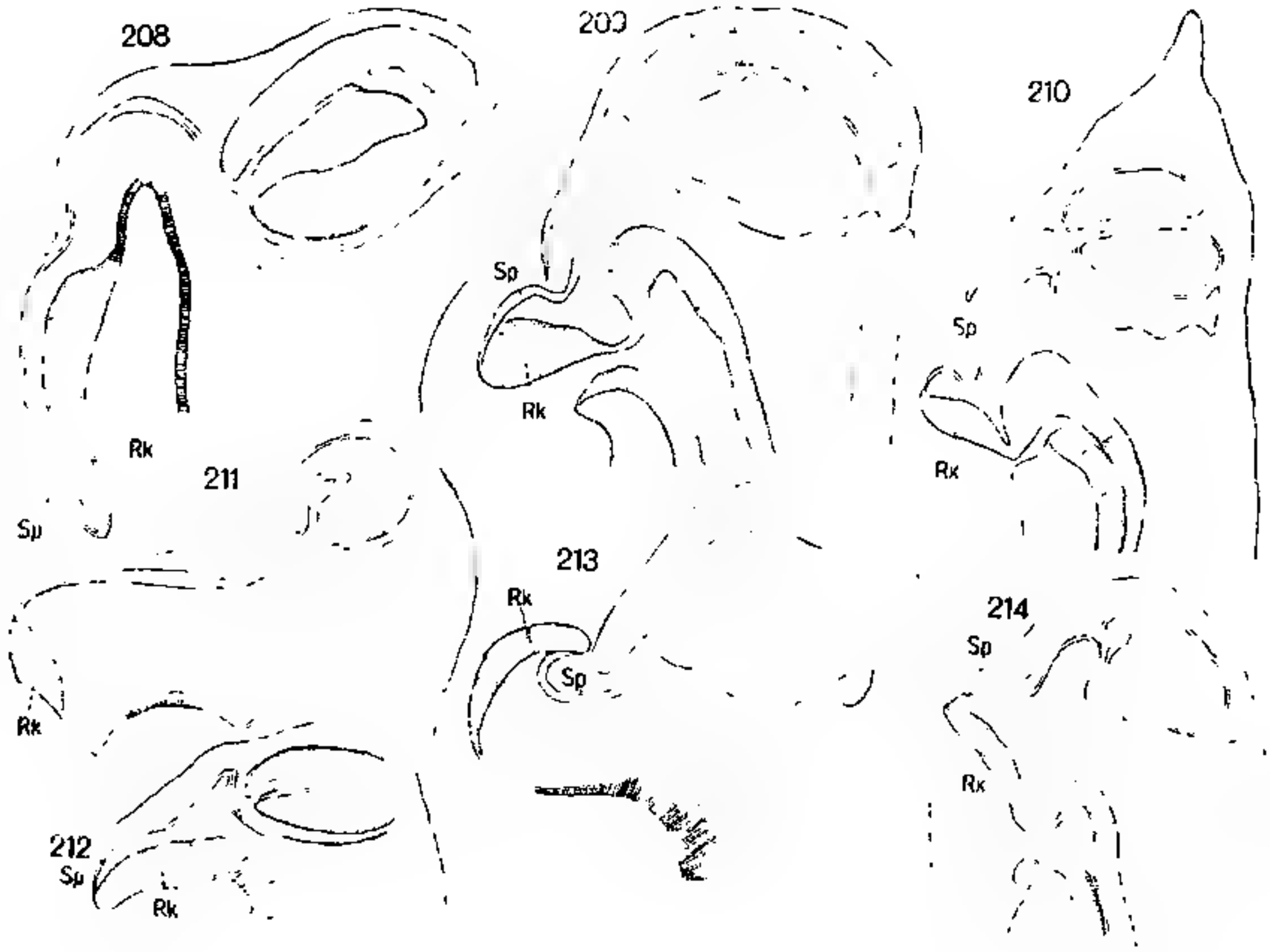


Fig. 208—214. **Sarcanthinae.**
208. Phalaenopsis Stuartiana Rchb. Längsschnitt durch das Gynostemium.
209. Renanthera Imschootiana Rolfl. Desgl.
210. Acampe Loheriana Krzl. Desgl.
211. Saccolabium Sanderianum Krzl. Desgl.
212. Vanela lamellata Ldl. Desgl.
213. Saccolabium epichysiochilum Krzl. Desgl.
214. Anocentrum miniatum Schltr. Desgl.

normale geringe Breite besitzt. Ebenso wie Aerides verhalten sich hinsichtlich der Bildung der Pollinien von den untersuchten Formen: Angraecum eburneum und sesquipedale, Vanda lamellata, Stauropsis lissochiloides[1]), Euanthe Sanderiana[2]) und Phalaenopsis Schilleriana.

In Fällen, wo es wie bei Renanthera Imschootiana, Trichoglottis Solerederi[3]) und Acampe Loheriana zu einer Vereinigung

1) Pfitzer.
2) Schltr.
3) Krzl.

der Pollinien überhaupt nicht kommt, findet nichtsdestoweniger an den vorderen Pollinienhälften an den einander zugekehrten Seiten bis annähernd zur Mitte der Pollinien die Tapetenverbreiterung statt. Querschnitte durch die vordere Hälfte der Anthere gleichen vollständig denen der Anthere von Aerides und ähnlichen. Der Längsschnitt (Fig. 209) zeigt die Rückführung der vorne verbreiterten Tapete auf deren normale Breite in der basalen Hälfte der Pollinien.

In Betreff des nach dem anderen Extrem hinneigenden Falles, daß die Pollinien an beiden Flanken zusammenfließen, so repräsentiert Anocentrum miniatum zunächst eine noch weniger abgeleitete Form: die an beiden Flanken vereinigten Pollinien stellen einen vorne und hinten geöffneten Zylinder dar. Meist kommt es am basalen Ende der Pollinien noch zu einer völligen Vereinigung des sporogenen Gewebes. Das somit erreichte Doppelpollinium besitzt an seinem vorderen Ende bis etwa zu seiner Mitte einen Kanal, der von einer breiten Tapetenschicht ausgekleidet ist, so z. B. bei Saccolabium Sandrianum (Fig. 211). In den allerextremsten Fällen, z. B. bei Sarcochilus teres, kann dieser Kanal so eng sein, daß die ihn ringsum kleidende Tapete das sterile Gewebe zwischen sich vollkommen verdrängt, und das ganze Doppelpollinium einer Kugel gleicht, in derem vorderen Ende ein bis zur Mitte reichender Tapetenpfropf sich befindet.

In der Ausbildung des Rostellums, insbesondere des Stipes, herrscht große Mannigfaltigkeit: erstens hinsichtlich der Länge der Stipesplatte, wobei die Frage offen bleiben muß, ob und wie weit die Länge des Stipes in Korrelation mit der Tiefe der Narbenhöhle steht oder eine Anpassung an blütenbesuchende Tiere darstellt; zweitens hinsichtlich der Konfiguration der apikalen Rostellpartie. Hier kann es zu einer Ausbildung kommen, die ganz der der früheren Formen, z. B. einer Lycaste, entpricht; so bei Phalaenopsis Stuartiana (Fig. 208). Das Rostellum, von lappenförmiger Gestalt, ist an seinem vorderen Ende weit über den Eingang der Narbenhöhle ausgezogen. Daneben treten Formen auf, bei welchen es am Rostellum, mag es nun so lange ausgezogen sein wie bei Saccolabium Sandrianum (Fig. 211) oder von der geringen Länge der meisten übrigen Formen sein, an seinem oberen Ende, besonders an der der Anthere abgewandten Seite, zu einer eigentümlichen Aufbauschung der Gewebemasse in der Richtung senkrecht zur Rostellängsachse kommt. Es hat den Anschein, als würde in Formen, wie sie die Fig. 211 und 214 wiedergeben, die Klebscheibe rein dem apikalen Ende des Rostellums entsprechen, also hervorgehen aus Gewebe, das den beiden Seiten des Rostellums angehört. Der Vergleich

mit weniger extremen Formen zeigt indes, daß die Klebmasse in allen Fällen nur einer, und zwar der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums entspricht, eine Tatsache, die auch mit der Ableitung der Klebmasse von dem Schleimgewebe der Narbe vollkommen in Einklang steht.

Die Reihe beginnt mit Formen wie Phalaenopsis Stuartiana (Fig. 208) und Vanda lamellata (Fig. 211). Die Rostellklebmasse, unmittelbar an die Schleimschicht grenzend, liegt deutlich sichtbar auf der der Anthere abgewandten Seite des Rostellums. Bei Renanthera Imschootiana (Fig. 209) beginnt die allmähliche Aufbiegung dieser Seite und die scheinbare Verlagerung der Klebmasse an das apikale Ende des Rostellums. Über Formen wie Acampe Loheriana (Fig. 210) und Anocentrum minatum (Fig. 214) gelangen wir zu Saccolabium Sanderianum (Fig. 211). Die Klebscheibe liegt jetzt scheinbar apikal. Bei Saccolabium epichysiochilum (Fig. 213) geht die Verschiebung noch weiter. Die Klebmasse scheint nahezu auf die der Anthere zugewandte Seite des Rostellums verlagert, also der Stipesplatte homolog zu sein.

Interessant ist bei Anocentrum miniatum übrigens, daß die der der Anthere abgewandten Rostellseite eigentümliche Aufbauschung des Gewebes sich auch wiederholt auf der Seite der Stipesplatte. Damit ist sekundär wieder der Ausgangspunkt erreicht. Man erkennt infolge der beiderseits stattfindenden Aufbauschung der Gewebemasse deutlich die Zugehörigkeit der Stipesplatte und Klebsmasse zur Rostell-Unter- bzw. Oberseite. Die Rostellbildung einer Phalaenopsis ist von der eines Anocentrum unterschieden nur durch den größeren (fast rechten) Winkel, in dem Stipesplatte und Rostellklebmasse hier zueinander stehen, während sie dort einander fast parallel angeordnet entwickelt sind.

Bei der Mehrzahl der zur Gruppe gehörigen Gattungen ist die Ausbildung des Stipes eine derartige, daß das Stipesband hervorgeht aus einer mittleren Partie der Epidermis der der Anthere zugewandten Rostellseite, wobei aus den beiden Theken nach ihrer Öffnung mittels des aus der Tapete hervorgehenden Klebstoffes die Pollinien sich links und rechts an das obere Ende der Stipesplatte anheften.

Bei Angraecum sesquipedale (Fig. 206) und einigen anderen kommt es nun zu einer Trennung dieses sonst das Stipesband liefernden Epidermisstreifens in drei Zonen, deren mittlere in ihren Zellen sich nicht weiter differenziert, während die Streifen auf beiden Flanken die für die Stipeszellen charakteristische Verschleimung und Verdickung aufweisen. Entsprechend der Sonderung in zwei Stipesbänder wird

auch die dem Stipes zugehörige Klebmasse in zwei getrennte Partien zerteilt. An jedem der hiermit gebildeten Halbstipites setzt sich das aus der zunächst gelegenen Theka stammende Doppelpollinium an. Damit ist es zu einer Selbständigmachung der Pollinien einer jeden einzelnen Theka gekommen, die eine Parallele bei Formen wie Orchis masculus und ähnlichen Formen aus der Gruppe der Ophrydinen hat. Übergänge finden sich nach den Angaben Pfitzer's in der Gruppe der Oncidiinen in der Gattung Cryptarrhena, wo es zu einer sehr tiefen Zweiteilung des Stipesbandes kommt, das jedoch in seinem gegen die Klebmasse zugekehrten Ende noch einheitlich entwickelt ist.

Catasetinae.

Die Gruppe würde sich rein formal morphologisch betrachtet, näher anschließen an die Oncidiinen, besonders an Formen wie Miltonia.

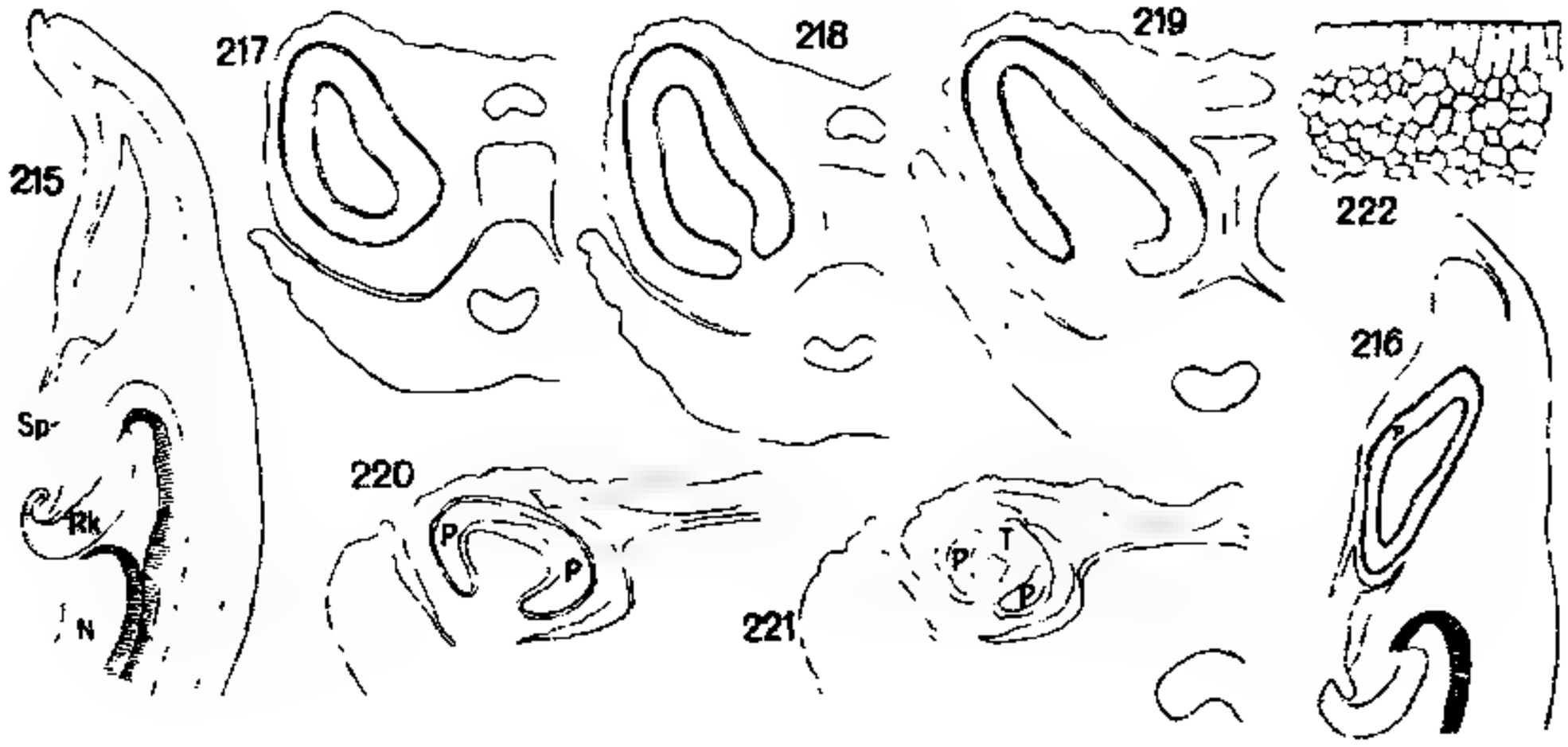


Fig. 215—222. **Catasetinae.**

215—222. Catasetum spec.
215. Medianer Längsschnitt durch das Gynostemium.
216. Längsschnitt durch das Gynostemium, etwas seitlich von der Mediana.
217—221. Querschnitte durch die Anthere, von der Basis gegen die morphologische Spitze zu fortschreitend.
222. Partie der Stipesplatte.
Sp = Stipesplatte, *Rk* = Rostellklebmasse, *N* = Narbe.

Wenn sie hier an letzter Stelle aufgeführt wird, so geschieht es aus dem Gedanken heraus, daß es am Platze ist, die Untersuchungen, die sich damit befaßten, die organographischen Beziehungen zwischen Anthere und Rostellum zu verfolgen und die in ihrer Darstellung von den einfachsten Formen ausgehend zu den höchst entwickelten Formen fortschritten, abzuschließen mit einer Gruppe, bei der sich zu der höchstmöglichen Kompliziertheit der Bildung in Anthere und Rostellum

in rein morphologischer Hinsicht, noch eine Einrichtung gesellt, welche die Ablösung der Pollinien nicht auf dem grob mechanischen Wege, der sonst der allgemeine ist, erreicht, sondern vermittels eines reiz-physiologischen Vorganges.

Um zunächst auf die morphologischen Verhältnisse einzugehen, so handelt es sich, worauf bereits anläßlich der Besprechung von Miltonia hingewiesen wurde, um eine Umbiegung der Anthere an ihrer Basis um 180°. Dabei ist es neben der Umbiegung der Anthere noch zu einer vollständigen Verwachsung des Konnektivs mit der Vorderseite der beiden Antherentheken gekommen, mit der in Zusammenhang steht die Verlagerung der Thekenaufrißstelle von der Mitte der Vorderseite, die eben mit dem Konnektiv verschmilzt, nach den einander zugewandten Seiten der Theken.

Die Sache wird aus dem Vergleich von Längs- und Querschnitten durch das Gynostemium klar. Würde es sich um eine rein aufrecht. stehende Anthere handeln, was auf Grund des nicht medianen Längsschnittes der Fig. 216 anzunehmen nahe liegt, so müßte die Anthere nach außen ihre beiden Theken offen liegen haben, nicht aber könnten die beiden (scheinbaren, nicht morphologischen!) Vorderseiten der Theken durch ein mit einem Leitbündel versehenes, konnektivähnliches Gebilde miteinander verbunden sein. Eindeutig bestätigt der mediane Längsschnitt (Fig. 215) die oben gemachte Annahme. Am oberen Ende der Säule biegt hier das Konnektiv um, das Leitbündel setzt sich auch in den umgeschlagenen Schenkel fort.

Querschnitte durch die Säule am oberen Ende treffen, der Umbiegung entsprechend, zunächst das basale Ende der Theken, wo es zwischen den beiden Pollinien jeder Theka zu einer völligen Vereinigung an ihren beiden Flanken kommt (Fig. 217), die sich aber wie Querschnitte gegen die Mitte zu zeigen, nur an der Konnektivseite. die hier dem Labellum zu liegt, erhält (Fig. 218 –220). Bis dann nahe der morphologischen Spitze der Anthere die Pollinien sich trennen (Fig. 221) und die Verbindung aufrecht erhalten wird nur durch die sehr breite Brücke von Tapetenzellen, die wieder den Klebstoff zur Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte liefern.

In der Ausbildung des Stipes schließt Catasetum sich aufs engste an die Formen der beiden zuletzt besprochenen Gruppen an. Besonders die Übereinstimmung mit Saccolabium epichysiochilum in der schuhförmigen Aufbiegung der äußersten Rostellspitze fällt auf, wenn auch bei Catasetum die Stipesplatte, im Gegensatz zu dieser Form, aus vielen Zellschichten sich aufbaut.

Die Loslösung des Pollinariums betreffend, so wird sie erreicht durch einen Reiz, der aufgenommen wird durch eine der beiden Antennen. Anhangsgebilden zu beiden Seiten des Gynostemiums. Unter dem Einfluß des Reizes, der von hier bis zur Stipesplatte weitergeleitet wird, „streckt sich der Stipes in seiner Längsrichtung gerade und wirft die Klebscheibe mit Macht nach vorne. Diese Bewegung ist so heftig, daß das ganze Pollinarium aus der Blüte ausgeschleudert wird und mit der Klebscheibe voran durch die Luft fliegt. Trifft es dabei auf ein Hindernis, so wird es mit der jetzt nach außen gekehrten Klebscheibe befestigt“ (zit. aus Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1913 pag. 569).

Allgemeiner Teil.

Am Schlusse der Betrachtung der einzelnen Gruppen angelangt, erscheint es zweckmäßig, die gefundenen Resultate vergleichend darzustellen.

1. Ausbildung der Pollinien.

Es wurde einleitend betont, daß hinsichtlich der Ausbildung der Pollinien *diejenigen Formen als verhältnismäßig ursprünglich anzusehen* sind, bei welchen die Anthere in ihrer Ausbildung im wesentlichen übereinstimmt mit der für die Angiospermen im allgemeinen typischen Antherenform. Das ist der Fall bei den diandrischen Apostasiinen und Cypripedilinen, mehrfach indes auch innerhalb einzelner Gruppen der Monandrae; *nur daß es hier gegenüber den diandrischen Orchideen* mit im Pollenfach freiliegenden Pollenkörnern zu den für die monandrischen Orchideen typischem Zusammenschluß der aus der Reduktionsteilung hervorgehenden Pollentedraden zu mehr oder minder festgefügten Pollinien kommt. Von den hier untersuchten Formen kommen in Betracht von Polychondreen die Gattungen Bletilla und, abgesehen von einer kleinen Abweichung, Sobralia, von den Kerosphaereen die der ersten Hauptgruppe angehörigen Dendrobieen und Bolbophyllinen, von den Formen der zweiten Hauptgruppe Goodyera, während von der dritten Hauptgruppe allenfalls noch einzelne Gattungen der Gruppen der Maxillarinen und Lycastinen anzuführen sind.

Was nun die Umbildung der Pollinien betrifft, so hat sie sich nach mehreren Richtungen divergierend vollzogen. Das schließt indes

nicht aus, daß innerhalb einer Entwicklungsreihe nach einer Richtung hin vereinzelt Variationen auftreten, die uns einen Einblick geben in das Zustandekommen einer Entwicklung, die sich nach einer anderen Richtung hin bei anderen Formen bereits vollzogen hat.

Es sind im ganzen drei Entwicklungsrichtungen zu unterscheiden:

1. Von einer einheitlich geschlossenen Pollenmasse von der Form, die dem Umfang eines normal entwickelten Pollenfaches entspricht, ausgehend, tritt mehr und mehr die Zerteilung der sporogenen Gewebemasse in mehrere Partien auf; dabei kommt es in der Mitte des Gesamtpolliniums zur Bildung einer Partie sporogenen Gewebes. der Caudicula, einer Einrichtung, die der leichteren Anheftung des Polliniums an in die Blüte eindringende Tiere zu dienen scheint (Eria. Nephelaphyllum, Laeliinae, Phajinae, Pleurothallidinae, Glomerinae, Podochilinae.

2. Am oberen Pol jedes Polliniums wird nicht mehr die normale Breite beibehalten, sondern es kommt zur Bildung eines spitzenförmigen Endes, das mit erhöhter Klebrigkeit ausgezeichnet, gleichfalls eine Einrichtung zur leichteren Ermöglichung der Pollinienanheftung darzustellen scheint (Coelogyninae, Physurinae, Spiranthinae).

3. Im Zusammenhang mit der Ausbildung eines komplizierten Apparates am Rostellum, des Stipes, zum Zweck der Pollinienanheftung, kommt es an den Pollinien zur stellenweise sehr mächtigen Ausbildung der das sporogene Gewebe umkleidenden Tapete, die vor Öffnung der Anthere sich in ihrer Gesamtheit in eine, die Pollinien an die Stipesplatte heftende Klebmasse umwandelt. Parallel damit geht das Zusammenfließen des sporogenen Gewebes einer Theka zu einem mehr oder minder einheitlichen Doppelpollinium (Formen der dritten Hauptgruppe).

Es sei die Entwicklung nach den drei angegebenen Richtungen noch genauer verfolgt.

Ad 1. Ausgehend von einheitlich geschlossenen Pollenmassen, wobei zwischen polychondren und kerosphären Formen nicht unterschieden sei (Bletilla, Dendrobium, Bolbophyllum), findet sich der erste Schritt einer Differenzierung im Pollinium von Coelia bella (Fig. 50 links). Es kommt zur Bildung einer großen einheitlichen Pollenmasse, mit der jeweils vorne ein schmaler flügelartiger Streifen sporogenen Gewebes verbunden ist. Das ist vereinzelt auch der Fall bei Nephelaphyllum. Dort kommt es in der Regel indes zur mehr oder minder völligen Durchtrennung des vorderen Flügels von der Pollinienhauptmasse, mit der er nur im oberen oder unteren Ende

verbunden bleibt. Der vertikalen Durchteilung des Polliniums geht parallel die horizontale. Parenchymatisches Gewebe dringt buchtenförmig gegen die hintere Flanke des Polliniums vor (Eria javanica). bis. immer tiefer um sich greifend. steriles Gewebe auch die vertikale Zerteilung des Polliniums einleitet. (Äußeres Pollinium von Nephelaphyllum [Fig. 25], Laelieae u. a.) Indes findet die Einwucherung von sterilem Gewebe nicht immer von der Mitte der hinteren Flanke aus statt, sondern kann sich mehr und mehr gegen die obere Partie der Pollinien zu verschieben (Laeliocattleya — Brassavola — Cattleya).

In all den erwähnten Fällen verläuft die Vorderseite der Anthere annähernd parallel mit der Längsachse der Anthere. Daneben kommt es bei anderen Formen zu starker Vorwölbung der Antherenvorderseite und zur entsprechenden Ausziehung der Caudicularbänder. Laelia. Neolauchia. Arpophyllum und Eria floribunda sind die einzelnen Etappen auf diesem Wege. Damit kann sich kombinieren, daß die Vorwölbung der Antherenvorderseite nicht in der Mitte erfolgt, sondern stark nach oben zu verlagert ist (Phajinae).

Von den Formen mit weitgehender Durchteilung der Pollinien leiten sich ohne weiteres ab die Formen, bei welchen es so zur Reduktion des sporogenen Gewebes gekommen ist, daß nur noch die untere Hälfte jedes Polliniums sich erhalten hat (Pleurothallidinae mit Ausnahme von Octomeria).

Die Ausbildung der Caudicula betreffend, so wurde gezeigt, wie ihre erste Andeutung sich im flügelartigen Bande an der Polliniumvorderseite bei Coelia bella findet. Von hier aus kommt es schließlich zur streckenweisen vollständigen Loslösung von Caudicula und dem übrigen sporogenen Gewebe. Nur an den Enden der Pollinien, bei den Cattleyeae und den meisten Pleurothallidinae nur am unteren Ende. bleibt die Verbindung zwischen Caudicula und den eigentlichen Pollinien erhalten. Dabei finden sich zunächst Formen, wo sich das die Caudicula bildende Gewebe in der Ausbildung von dem der eigentlichen Pollinien nicht unterscheidet; nur hinsichtlich der die Caudicula umkleidenden Tapete kommt es in der Regel zur Bildung größerer Zellen, als sie die Tapete der eigentlichen Pollinien aufweist. In anderen Fällen gewinnt die Vergrößerung der Tapete an Umfang, indem zunächst einige Zellen am Rande des sporogenen Gewebes der Caudicula sich tapetenähnlich umbilden (Laelia), bis schließlich bei den Cattleyeen, zusammen mit der Reduktion des sporogenen Gewebes auf eine einzige Zellage. eine erhebliche Verbreiterung der Tapete auftritt, die bei Encyclia und Epidendrum soweit geht, daß es im basalen Teil der Caudicula zur

völligen Unterdrückung des sporogenen Gewebes zugunsten der vielschichtigen Tapete kommt und bei Cattleya die Tetraden der Caudicula vor Eintritt der letzten Teilung Depressionserscheinungen zeigen.

Zur Unterdrückung des sporogenen Gewebes der Caudicula kommt es auch besonders in allen den Fällen, wo die Caudicula infolge der starken Vorwölbung der Antherenvorderseite sehr lang ausgezogen ist (Eria floribunda, Ceratostylis), dabei ist in diesen Fällen auch die Bindung, welche die Tapete zwischen je zwei Halbpollinien herstellt, eine derartig lockere, daß es sekundär zur Bildung von acht freien stark zugespitzten Pollinien kommt. Im Extrem durchgeführt ist die Sache schließlich bei Appendicula, wo die Verbindung je zweier Halbpollinien auch nicht mehr durch die Tapetė erfolgt, sondern viermal zwei Halbpollinien zusammenhangslos in der Anthere liegen.

Ad 2. Die Bildung ähnlicher, oben stark zugespitzter Pollinien. wie sie bei den eben erwähnten Formen sekundär durch Zerteilung der Pollinien erreicht wird, findet sich bei den jetzt zu besprechenden Formen, nur daß sie hier nicht zustande kommt durch Aufteilung eines Polliniums erst in zwei Hälften und deren schließliche völlige Trennung, wobei letzten Endes acht Pollinien resultieren, sondern durch allmähliche Zuspitzung der oberen Enden der vier Pollinien der Anthere. Es ist klar, daß es sich in diesen Fällen allein um die von Pfitzer viel zu allgemein angenommene Acrotonie handelt. Dabei stellt Goodyera. mit der nur geringen Zuspitzung seiner Pollinien, den ersten Schritt der Umbildung dar, bis es schließlich bei Haemaria und Spiranthes zu sehr starker Zuspitzung und Verlängerung der oberen Pollinienenden kommt, während bei den Coelogyninen, mit Ausnahme von Platyclinis, an den Stellen der Zuspitzung noch eine sehr mächtige Verbreiterung der Tapete stattfindet.

Ad 3. Es wurde bei Besprechung der Formen der ersten Hauptgruppe und auch von Ceratostylis mehrfach darauf hingewiesen, wie sich mit der Zerteilung der einzelnen Pollinien des öfteren das Zusammenfließen der beiden Pollinien einer Theka kombiniert. Von Nephelaphyllum, wo die caudicularen Partien jedes Polliniums einander sehr nahe gerückt sind, geht der Weg zu Eria javanica, wo in der Mitte für eine kurze Strecke die beiden Tapeten jenes Polliniums zusammenfließen. Ein Zusammenfließen der Tapete der Caudicula auf eine längere Strecke findet sich bei Encyclia und Epidendrum, bis schließlich bei Octomeria, Restrepia und Ceratostylis auch das sporogene Gewebe der beiden Pollinien jeder Theka für eine kurze Strecke sich vereinigt. Schließlich fand sich bei Coelia bella an den hinteren Flanken des

Polliniums nahe der Antherenspitze die Vereinigung des sporogenen Gewebes in voller Breite der Pollinien.

Diese Art der Vereinigung findet sich nun durchwegs bei den untersuchten Gongorinen, Oncidiinen, Sarcanthinen und Catasetinen, nur daß es sich hier auch um ein Zusammenfließen in nahezu der gesamten Höhe der Pollinien handelt. Damit kombiniert sich gegen das obere Ende der Pollinien zu, da wo die Verbindung der Pollinien unter sich durch sporogenes Gewebe aufhört, daß die Verbindung weiter aufrecht erhalten wird durch Zusammenfließen der hier mächtig verbreiterten Tapete, die sich bei den Oncidiinen sogar noch erheblich über das obere Ende der Pollinien hinaus, ihnen kappenförmig aufsitzend, ausdehnt, während bei den Sarcanthinen im allgemeinen die Tapete in beträchtlicher Breite sich auf die vorderen und oberen Hälften der einander zugekehrten Breitseiten der Pollinien erstreckt.

Eingeleitet findet sich diese Art der Verbindung der beiden Pollinien bei den Gruppen der Maxillarinen, Lycastinen, Cymbidiinen und Cyrtopodiinen. Dabei finden sich bei den Maxillarinen noch die ersten Anfänge der Vereinigung. Bei Trigonidium kommt es nur am oberen Ende der Pollinien an einer kleinen Stelle zur Verbreiterung der Tapete, ein Zusammenfließen beider Tapeten findet noch nicht statt. Das ist erst der Fall bei den übrigen untersuchten Maxillarinengattungen. Desgleichen bei Zygopetalum und den Lycastinen. Gleichzeitig mit der Vergrößerung der Tapete kommt es in den die Pollinien verbindenden Tapetenrücken auch zur Ausbildung sporogenen Gewebes. Bei Cymbidium und Cyrtopodium endlich erstreckt sich die Verbindung der beiden Pollinien von der Spitze an bis über mehr als die Hälfte in ihrer Höhe. Dabei überwiegt in der Gegend der morphologischen Spitze der Anthere die Bildung von Tapetenzellen, während gegen die Pollinienmitte zu mehr und mehr die Ausbildung sporogenen Gewebes stattfindet, bis schließlich die Verbindung der beiden Pollinien jeder Theka nur noch durch sporogenes Gewebe allein hergestellt ist. Damit ist von der eigentümlichen Biegung der Anthere, bei Cymbydium u. a. abgesehen, im wesentlichen die Pollinienausbildung erreicht, die für die Gongorinen, Oncidiinen, Sarcanthinen und Catasetinen charakteristisch ist, nur daß hier meist nicht eine allmähliche Verringerung des sporogenen Gewebes der Polliniumbrücken zugunsten eines allmählichen Überhandnehmens von Tapetengewebe wie bei Cymbidium stattfindet, sondern daß, von wenigen in die Tapete eingestreuten Pollentetraden abgesehen, die Verbindung der beiden Pollinien durch sporogenes Gewebe plötzlich abbricht, um einer stark verbreiterten Tapete Platz zu machen.

Parallel mit den letztgenannten Formen geht die Ausbildung der Pollinien bei den Ophrydinen. Auch hier findet an einem Ende der Pollinien eine Verbreiterung der Tapete statt, die zur Verbindung der beiden Pollinien jeder Theka führt. Nur daß sich die Verbindung nicht gegen die Pollinienmitte zu weiter ausdehnt, sondern vom basalen Ende der Pollinien weiter gegen die Basis der Theken zu fortschreitet, spitzenförmig sich in die nicht mehr von sporogenen Gewebe erfüllten unteren Partien der Theken erstreckend. In der weiten Ausdehnung der Tapete über das Ende der Pollinien hinaus bilden die Ophrydinen ein Analogon zu Oncidium und ähnlichen Formen, nur daß es sich hier um das Auftreten von besonders reich entwickeltem Tapetengewebe an der Spitze der Anthere, bei den Ophrydinen dagegen an der Basis der Anthere handelt.

Funktionell stimmen alle diese hier mächtig entwickelten Tapeten darin überein, daß ihre Zellen vor Öffnen der Anthere sich umwandeln in eine sehr elastische Klebmasse, vermittelst derer die Anheftung an die mit der Rostellklebmasse verbundene Epidermispartie erfolgt.

Es ergibt sich die Frage nach dem entwicklungsgeschichtlichen Zustandekommen der in den zuletzt betrachteten Fällen so bedeutend entwickelten Tapetenmasse. Es liegen drei Möglichkeiten vor:

1. Die Verbindungsbrücken aus Tapete und sporogenem Gewebe sind ihrer Entstehung nach homolog den eigentlichen Pollinien.

2. Die Verbindungsbrücken gehen hervor durch sekundäre Umbildung sterilen Gewebes der Anthere.

3. Eine Kombination der beiden Möglichkeiten.

Der Versuch. entwicklungsgeschichtlich eine Entscheidung zu treffen, begegnet bei den Orchideen mit wenigen Ausnahmen (z. B. Ophrydinae), unüberwindlichen Schwierigkeiten, insofern, als einerseits weder das Archespor durch besonderen Plasmagehalt gegenüber dem übrigen Grundgewebe der Anthere sich auszeichnet, andernteils, als die im Archespor vor sich gehenden Teilungen zu einer derartig unregelmäßigen Stellung der Wände führen, daß ein Unterschied zwischen den aus dem Archespor hervorgegangenen Gewebemassen und dem übrigen Gewebe der Anthere bereits in jüngeren Entwicklungsstadien sich nicht feststellen läßt.

Es ist indes die Wahrscheinlichkeit überaus groß, daß es sich bei der Bildung der Verbindungsbrücken zwischen den Pollinien um die Kombination der unter 1 und 2 aufgeführten Möglichkeiten handelt. Für die Homologie der Brücken mit den eigentlichen Pollinien sprechen alle die Fälle, in welchen die Verbindung der beiden ursprünglich ge-

trennten Pollinien in der Gesamtbreite erfolgt. Andernteils spricht für die sekundäre Umbildung parenchymatischen Gewebes in Tapetengewebe zunächst der Umstand, daß bereits in der Angiospermen-Anthere im allgemeinen die Bildung der Tapete keine einheitliche ist, insofern als die Tapete an der äußeren Seite des Pollenfaches zwar aus dem Archespor, die der inneren Seite jedoch sekundär durch Umbildung des Grundgewebes hervorgeht: ferner die bei Bifrenaria beobachtete Tatsache, daß in der Nähe der Tapetenbrücke einzelne Zellen des umgebenden Parenchymgewebes die Ausbildung von Tapetenzellen zeigten.

Gleichfalls unentscheidbar ist die Frage nach dem entwicklungsgeschichtlichen Zustandekommen der bei den Formen der ersten Hauptgruppe immer wiederkehrenden Zerteilung der Pollinien. Es wäre der beste Beweis für die oben gegebene Ableitung aller der auftretenden Pollinienformen von einem ursprünglich einheitlich geschlossenen Pollinium, wenn sich nachweisen ließe, daß das zwischen Pollinium und Caudicula befindliche sterile Gewebe gleichfalls aus dem Archespor hervorgeht und erst sekundär parenchymatischen Charakter annimmt. Doch ist es wahrscheinlich, daß es sich an den betreffenden Stellen bereits primär um die Rückbildung des sporogenen Gewebes und Hand in Hand damit um Ausdehnung des Grundparenchyms der Anthere handelt.

2. Ausbildung des Rostellums.

Hier kommt es zur Ausbildung von drei sehr einheitlichen Formen, deren Auftreten die Grundlage zu der in der vorliegenden Arbeit vorgenommenen Einteilung der Orchideen in drei Hauptgruppen abgibt, eine Einteilung, die indes insofern nicht allein auf der Ausbildung des Rostellums aufgebaut ist, als parallel mit der Ausbildung des Rostellums auch die charakteristische Ausbildung der Pollinien und die Konfiguration und Lage der Anthere geht.

Es wurde bereits einleitend darauf hingewiesen, daß in dem Rostellum die ihrer ursprünglichen Funktion enthobene und im Zusammenhang damit umgebildete mediane Narbe zu sehen ist. Die Umbildung ist morphologisch bereits eingeleitet bei den Cypripedilinen, indem es zur erheblichen Vergrößerung der medianen Narbe kommt. Das gleiche ist der Fall bei Vanilla. Die Umbildung der Funktion, die Rückbildung der Belebungsfähigkeit und die Umbildung der oberen Partie der Narbenschleimschicht in Klebmasse erzeugendes Gewebe setzt unvermittelt ein bei der Gesamtheit der in der ersten Haupt-

gruppe besprochenen Formen. Hier kommt es zur Bildung lockerer Klebstoffmassen, die nicht als Ganzes zusammenhängend sich ablösen.

Bei den in der zweiten Hauptgruppe zusammengefaßten Formen bleibt die Verbindung der Rostellklebmasse in ihrer Gesamtheit dauernd erhalten. Indem sie sich in ihrer Ausdehnung bis zur Epidermis der der Anthere zugekehrten Rostellseite erstreckt, löst sich diese in einer Ausdehnung, welche der der Klebmasse entspricht, mit ihr verbunden ab. Klebrig ist und für die Anheftung in Betracht kommt dabei in der geöffneten Blüte lediglich diejenige Partie der Klebmasse, mit welcher sie vor Ablösung in Verbindung mit dem übrigen Rostellgewebe stand. Bei Ophrydinen, wie Orchis masculus u. a. kommt es zu einer teilweisen Rückbildung des die Klebmasse erzeugenden Gewebes, indem diese sich nur erstreckt von der Epidermis der Antherenseite des Rostellums bis in die Mitte des Grundgewebes. Bei der Mehrzahl der Formen ist die Klebmasse in der Mitte der Rostellspitze ausgebildet, nur bei den meisten Orphidinen kommt es zu einer Teilung deselben in zwei Hälften, indem die Mittelpartie des Rostellums aus rein parenchymatischen Elementen aufgebaut ist, und die die Klebmasse liefernden beiden Rostellpartien seitlich unter den beiden, die Pollinien enthaltenden Theken liegen.

Schließlich in den Formen der dritten Hauptgruppe ist die Ausbildung des Rostellums insofern noch komplizierter, als eine bestimmt begrenzte Partie der Epidermis und bisweilen auch damit verbunden darunterliegende Schichten des Grundgewebes der der Anthere zugewandten Seite des Rostellums sich zu einem besonderen Organ entwickeln, das sich bei Ablösung der Klebmasse mit ablöst und als Träger der Pollinien funktioniert. Ein Analogon der bei der Mehrzahl der Ophrydinen sich findenden Aufteilung der Rostellklebmasse in zwei Hälften findet sich bei einigen Sarcanthinen, indem es hier zur Bildung zweier Stipites kommt.

3. Beziehungen zwischen Anthere und Rostellum.

a) Beziehung zwischen der Ausbildung und Konfiguration der Pollinien und der Ausbildung des Rostellums.

Vergleicht man die Gestalt der Pollinien und die Bindung der sie bildenden Pollentetraden einerseits und die Ausbildung des Rostellums andererseits, so ergeben sich bestimmte Beziehungen zwischen beiden Organen. Bei den diandrischen Orchideen, den Formen, bei welchen auch die mediane Narbe noch belegungsfähig ist und nicht eine Umbildung wie bei den monandrischen Formen erhalten hat, also hinsicht-

lich der Art der Pollenübertragung von Anthere zur Narbe Verhältnisse bestehen, ähnlich wie sie für die von Insekten besuchten angiospermen Blüten im allgemeinen charakteristisch sind, ist auch die Ausbildung von Anthere und Pollen eine dem allgemeinen Angiospermentypus entsprechende. Es findet sich die Bildung je zweier Pollenfächer in jeder der beiden Theken der Anthere. Der Pollen ist weder zu Tetraden noch zu größeren Verbänden vereinigt, sondern liegt lose in den Pollenfächern. Bei den monadrischen Formen dagegen kommt es mit der Umbildung der medianen Narbe zum Rostellum zur Bildung einer Partie an demselben, deren Funktion in der Produktion von Klebstoff besteht, vermittels dessen die Pollenmassen an in die Blüte eindringende Insekten angeheftet werden, um von ihnen zur Narbe einer anderen Blüte getragen zu werden. Parallel mit der Bildung der Klebmasse geht die Vereinigung des Pollens zu Pollentetraden und dieser zu mehr oder minder einheitlich geschlossenen Pollinien. Dabei kann die Bindung der Pollentetraden eine lockere sein, wie bei den Polychondreen oder eine größere Anzahl von Pollentetraden bildet einen innigeren Verband, wie es bei der Massulabildung der Ophrydinen und Physurinen der Fall ist, oder es kommt wie bei den Kerosphaereen zu einer sehr innigen Vereinigung des gesamten Pollens eines Pollenfaches.

Neben der Zusammenfassung des Pollens der einzelnen Pollenfächer kommt es weiter noch zur Zusammenfassung der gesamten Pollenmassen einer Anthere: entweder die einzelnen Pollinien haften durch ihre Klebrigkeit im allgemeinen mit ihren Breitseiten aneinander (Dendrobium, Bolbophyllum, Bletilla) oder die sehr klebrigen Caudiculargebilde kleben an ihren Flanken aneinander, eine einheitliche Platte bildend, der die eigentlichen Pollinien ansitzen (Laelia usw.), oder aber es kommt sekundär zur Vereinigung aller Pollinien einer Anthere, indem in den Fällen, wo sich die Klebmasse als Ganzes vom Rostellum ablöst oder da, wo mit der Klebmasse in Verbindung die Ausbildung einer Stipesplatte vorliegt, daran die Pollinien sich anheften und mit deren Ablösung in ihrer Gesamtheit fortgeführt werden. Nur da, wo es zur Teilung der Klebmasse in zwei Hälften oder zur Bildung zweier Stipites kommt, können auch die Pollenmassen jeder Theka getrennt abgenommen werden.

Es liegt auf der Hand, die Zusammenfassung des Pollens der ganzen Anthere zu einer zusammenhängenden Masse und das Auftreten einer besonderen Klebmasse am Rostellum als gegenseitig bedingt aufzufassen. In Fällen, wo, wie bei der Anthere der Angiospermen überhaupt oder der diandrischen Orchideen, die Pollenmasse unverbunden

von der geöffneten Anthere dargeboten werden. wird einesteils ihre Anheftung an Blüten besuchende Insekten sehr leicht vor sich gehen. indem die nur ganz locker verbundenen Pollenkörner leicht an dem behaarten Insektenkörper hängen bleiben, anderenteils kann für den Fall, daß beim ersten Insektenbesuch nicht sämtlicher Pollen einer Anthere entführt wird, erneuter Besuch den noch übrigen Rest entfernen. Da, wo es zur Vereinigung des Pollens zu Pollinien und zu deren schließlicher völliger Zusammenfassung kommt, ist einesteils durch die relativ großen und deshalb schwer transportablen Massen eine Erschwerung der Fortführung des Pollens im allgemeinen geschaffen und muß deshalb durch die Bildung einer besonderen, die Anheftung ermöglichenden Klebmasse erleichtert werden, anderenteils muß, bildlich gesprochen, die Zusammenfassung aller Pollinien einer Anthere erfolgen, da ja die zu ihrer Anheftung bereitgestellte Rostellklebmasse nur einmal zur Verfügung steht. Die nur einmalige Wirksamkeit der Rostellklebmasse erhellt ohne weiteres in allen den Fällen, wo sie sich als Ganzes ablöst: anderenteils auch in denjenigen Fällen, in welchen die Rostellklebmasse nicht als Ganzes zusammenhängend, sondern als lockeres, flockiges Gefüge ausgebildet ist, kommt sie nur einmal für ihre Funktionen in Betracht, insofern als ein einmaliges Entfernen eines Teils der Klebmasse infolge der Exposition des Restes sehr schnell zu dessen Eintrocknung und Nichtmehrverwendbarkeit führt.

Was die Möglichkeit der Anheftung der Pollinien betrifft, so sind als die mit den zweckmäßigsten Einrichtungen versehenen Formen zweifellos diejenigen anzusehen, bei welchen die Stipesbildung stattfindet. Infolge des Zusammenhangs der Rostellklebmasse mit der Stipesplatte und dieser wieder mit den Pollinien, bedarf es nur der Entfernung und Anheftung der ersteren, um ohne weiteres auch die Entfernung und Anheftung der Pollinien zu erreichen. Das ist auch noch der Fall bei den Formen der zweiten Hauptgruppe. Hier ist die Rostellklebmasse mit der angrenzenden Epidermis gleichfalls fest verbunden, während der letzteren wieder die Pollinien anhaften. Nur daß die Anheftung hier lediglich mit den spitz ausgezogenen und besonders klebrigen Enden der Pollinien und Halbpollinien erfolgt, während bei den mit Stipes versehenen Formen, wie auch bei den Ophrydinen die Anheftung mittels eines besonderen, aus einer stellenweise mächtig entwickelten Tapete hervorgehenden Klebstoffes erfolgt.

Primitiv gegenüber diesen Formen erscheint die Anheftung der Pollinien bei den Formen der ersten Hauptgruppe; das zeigt sich besonders bei Dendrobium und ähnlichen. Hier, wo die ganze Pollen-

masse in Gestalt eines einheitlichen Paketes, das aus den vier Pollinien gebildet ist, von der Anthere dargeboten wird, bedarf es wohl eines günstigen Zufalls, daß die Rostellklebmasse in so großem Umfange einerseits an dem die Blüte besuchenden Tier, andererseits an dem Pollinienpaket anhaftet, daß es zu dessen tatsächlicher Entführung kommt.

Leichter scheint das der Fall zu sein bei den Formen, wo entweder die Pollinien durch noch nicht so festen Zusammenschluß der Pollentetraden noch nicht eine derart starre Masse wie bei Dendrobium bilden, das ist z. B. bei Bletilla und Sobralia der Fall, andernteils auch dort, wo es sekundär zur Teilung der Pollinien in zwei Hälften und zur Bildung der Caudiculae kommt. Besonders in der Bildung der letzteren erscheint ein Moment gegeben, das schon infolge der meist sehr starken Klebrigkeit der Caudiculae und wohl auch infolge ihrer größeren Biegsamkeit und Schmiegsamkeit ein Anheften an den Insektenkörper mehr begünstigt.

b) Biologische Bedeutung der bei den Orchideen sich findenden Pollinienkonfiguration.

Es ergibt sich schließlich die Frage, inwieweit die Konfiguration der Pollinien von irgendwelcher biologischen Bedeutung ist. Eine solche liegt zweifellos vor bei den Formen mit Caudiculabildung; einesteils insofern, als die Schaffung bandförmiger Gebilde, wie das bei Nephelaphyllum, den Lealiinen, Phajinen und anderen der Fall ist, anderenteils die Schaffung stark zugespitzter Pollinien, primär wie bei den Coelogyninen, Physurinen und Spiranthinen oder sekundär durch Zerreißung der äußerst dünnen Caudiculae, wie bei Eria floribunda, Arpophyllum und den Glomerinen, offensichtlich erheblich die Anheftung an die Klebmasse erleichtert.

Bei Formen, wo es zur Aufteilung der Pollinien in je zwei Hälften kommt, liegt auch nahe, an eine Beziehung zwischen der Größe des Eingangs zur Narbenhöhle und der Größe der Teilprodukte der Pollinien zu denken. Doch hat der Vergleich der Größe des Narbeneingangs mit der Größe rekonstruierter, also nicht zerteilter, Pollinien ergeben, daß die Pollinien auch dann noch in die oft sehr große Narbenhöhle eingeführt werden könnten, wenn sie nicht die Durchteilung erfahren hätten. Die Fig. 16, 23—25, 30—33, 49 und 50, 120—122, 128—131, in denen die Säule einer geöffneten Blüte und die Pollinien in gleicher Vergrößerung gezeichnet sind, mögen zum Beweis dienen. Umgekehrt ist, worauf bereits Darwin hingewiesen hat, bei den Gon-

gorinen, wenigstens bei den untersuchten Stanhopea- und Gongora-Arten, der Eingang zur Narbenhöhle derart klein, daß es nicht abzusehen ist. wie die hier sehr großen Doppelpollinien zu den Narben gelangen sollen.

Es mag indes die wenigstens bei den Formen der ersten Hauptgruppe allgemeine und auch bei den Glomerinen und Podochilinen wiederkehrende Teilung der Pollinien in zwei Hälften insofern eine biologische Bedeutung besitzen, als mittels derselben die Möglichkeit besteht, die Narben von mehreren Blüten mit Pollen einer Anthere zu versehen. Wenn wir annehmen, daß die Pollenmassen einer Anthere einem Insekt anhaften, so werden, sofern die Pollinien mehrfach zerteilt sind, gegebenenfalls nur einzelne dieser Pollinienhälften jeweils an den Narben einer Blüte haften bleiben, und der Pollen einer Anthere kann mehrere Blüten befruchten. Das gleiche ist mutatis mutandis auch bei den Polychondreen und den Formen mit Massulabildung der Fall. Auch hier ist zunächst in der Verbindung der Pollentetraden untereinander gesorgt für die Ermöglichung der vollständigen Entfernung des gesamten Pollens aus der Anthere, dann aber kann in der lockeren Bindung der Pollentetraden bei den Polychondreen und der lockeren Zusammenfügung der Massulae auch ein Moment gegeben sein, das es ermöglicht, daß bei der ersten Berührung mit den Narben einer Blüte nicht die gesamte Pollenmasse, sondern nur ein Teil abgestreift wird, während der übrigbleibende Rest noch für weitere Blüten in Betracht kommt.

Ganz gegen eine derartige Auffassung spricht freilich der Umstand, daß es bei allen Formen der dritten Hauptgruppe ganz im Gegenteil, statt zu einer Zerteilung der Pollinienmassen, noch innerhalb der einzelnen Theken zu einer oft sehr breiten Vereinigung der beiden Pollinien kommt.

c) Lage der Anthere.

Was die Lage der Anthere betrifft, so ergibt sich aus dem Vergleich sämtlicher monandrischer Formen, daß die innigste Beziehung zwischen der Lage der Rostellklebmasse und der Lage derjenigen Teile der Pollinien in der Anthere besteht, die für die Anheftung besonders in Betracht kommen.

Primär handelt es sich in sämtlichen Fällen um eine aufrecht stehende Anthere, nur daß in Zusammenhang mit der Lage der Rostellklebmasse in der Mehrzahl der Fälle früher oder später im Laufe der Entwicklungsgeschichte der Blüte eine Umbiegung der Anthere stattfindet.

Aufrechte Stellung behält die Anthere ständig bei Goodyera und Spiranthes. Infolge der weiten Ausziehung des Rostellums liegt der in seiner Mitte befindliche Rostellklebkörper gerade dem spitzen Ende der Pollinien gegenüber. Gleichfalls aufrecht bleibt auch die Anthere von Ceratostylis. Hier erreicht die den Klebekörper tragende Rostellspitze gerade die halbe Höhe der Anthere, eben jene Stelle, an welcher in der Anthere die Caudicularbänder der acht Halbpollinien in den beiden gegeneinander gewandten Theken konvergieren. Ständig aufrechte Stellung behält schließlich auch noch die Anthere der Ophrydinen. Nur daß hier entsprechend der Ausbildung der Pollinienklebmasse am unteren Ende der Anthere das Rostellum sehr kurz entwickelt ist. Es kommt zu einem taschenförmigen Umgreifen der untersten Partien der beiden Theken von beiden Rostellflanken.

In der Mehrzahl der Fälle kommt es indes zur Umbiegung der Anthere, und zwar in allen den Fällen, wo das apikale Ende des Rostellums im Verhältnis zur Längsachse des Gynosteniums horizontal liegt.

In den Formen der ersten Hauptgruppe, wo die Umbiegung der Anthere erst unmittelbar vor Aufblühen der Knospe stattfindet, kommt es zu einer Neigung der Anthere um ungefähr 90° und zur Auflagerung der Pollinien auf das meist horizontale Rostellum; dabei kann in Fällen mit sehr starker Vorwölbung der Antherenvorderseite die Neigung eine geringere als 90° sein oder wie bei den Coelogyninen mit den nur an der Spitze der Pollinien entwickelten kaudikularen Partien gegen 120° betragen. Bei den Formen der dritten Hauptgruppe ist die Anthere stets so gebogen, daß die an der Antherenspitze entwickelte Pollinienklebmasse annähernd über das hintere Ende der Stipesplatte zu liegen kommt; sei es, daß es sich dabei um Umbiegung der Anthere um 90° handelt wie z. B. bei Oncidium oder daß es zu einer Biegung um 180° und damit sogar zur sekundären Verwachsung der Vorderseite der Anthere mit dem Konnektiv, wie bei Catasetum, kommt. In allen diesen Fällen findet die Umbiegung bereits in sehr frühem Entwicklungsstadium statt, so sehr zum Teil, daß bei Maxillarinen, Lycastinen, Zygopetalum, Cymbidium, Cyrtopodium und einigen Oncidiinen die Umbiegung der Anthere wohl schon bei ihrer Anlage sich findet.

Schließlich die Stelle der Umbiegung der Anthere betreffend, so findet diese meist an der Antherenbasis statt, so daß die Theken selbst nicht in die Biegung miteinbezogen werden; nur bei den eben zuletzt genannten Formen kommt es zu einer Biegung in der Mitte der Theken durch stark gefördertes Wachstum der hinteren Seite der Anthere.

Systematik der Orchideen.

Die hier vorliegenden Untersuchungen die sich über 80 Gattungen aus 27 größeren Gruppen der Orchideen erstrecken, berechtigen zu einer Stellungnahme zu den Systemen, in welchen die Orchideen gegliedert werden.

Pfitzer hat in seinem „Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen" in dem Kapitel „Kritik der bisherigen Anordnung der Orchideen" über die Systeme von Crantz und Swartz, L. C. Richard, Robert Brown, Reichenbach, Lindley und Bentham und Hoocker ausführlich genug berichtet, als daß hier im einzelnen darauf einzugehen wäre. Es sind in allen diesen Systemen einige Gruppen als scharf umrissen erkannt worden, die der Apostasiinen, Cypripedilinen und Ophrydinen, gleichgültig ob sie nun dem Rest in seiner Gesamtheit oder dessen Teilgruppen als gleichwertig koodiniert, angesehen wurden. Da auch Pfitzer derselben Meinung sich anschließt, kann von einer weiteren Erörterung hierüber abgesehen werden. So verbleiben die Formen, die Lindley in die Gruppe der Arethuseae. Neottieae. Malaxeae, Epidendrae und Vandeae gliederte, während Bentham nur die drei Gruppen der Neottieae, Epidendreae und Vandeae unterschied, indem er die Lindleyschen Arethuseae der Gruppe der Neottieae, die Malaxeae der Gruppe der Epidendreae angliederte.

Dabei waren als Kriteren für die Aufstellung der fünf bzw. drei Gruppen folgende Gesichtpunkte verwandt worden:

1. die Lage der Anthere zur Endfläche der Säule,
2. das Bleiben oder Abfallen des Staubbeutels,
3. die Beschaffenheit der Pollenmassen.
4. die Anhanggebilde der letzteren. (Zit. aus Pfitzer, a.a.O. pag. 21.)

Pfitzer hat die hier gegebenen Momente nicht als ausschlaggebend anerkannt, sondern ein eigenes System auf Grund folgender Gesichtspunkte gegeben:

1. die endständige oder seitenständige Infloreszenz,
2. die Blattstellung,
3. die Gliederung der Laubblätter,
4. deren Knospenlage,
5. Homoblastie und Heteroblastie der Stämme,
6. die relative Stellung der Infloreszenz zum Laubtrieb gleichen Grades,
7. die Wachstumsbegrenzung der Triebe. (Zit. aus Pfitzer a. a. O. pag. 34.)

Pfitzer ist um die Aufstellung seines neuen Systems zu rechtfertigen, zunächst mit einer recht zersetzenden Kritik über die bei den Systemen von Lindley und Bentham und Hoocker ausschlaggebenden Kriterien hergefallen. Indessen nicht mit Recht.

Ehe mit der Wiederholung und Widerlegung der Pfitzerschen Angriffe begonnen werde, sei zunächst noch die Ansicht des Verfassers über die Natürlichkeit des Benthamschen Systems auf Grund der hier vorliegenden Untersuchungen angeführt.

Es ergibt sich ohne weiteres, daß die Formen, welche hier in der ersten Hauptgruppe zusammengefaßt sind, im wesentlichen der Gruppe der Epidendreen Benthams entsprechen. Inwieweit die Zuziehung von Bletilla und Sobralia gerechtfertigt ist, muß dem Systematiker zu entscheiden überlassen bleiben, nach unserer Auffassung stellen sie blütenmorphologisch jedenfalls Vorläufer der Epidendreen Benthams dar und werden deshalb in die Gruppe miteinbezogen.

Die Formen der dritten Hauptgruppe entsprechen der Benthamschen Gruppe der Vandeen, nur die Podochilinen und Glomerinen sind auszuschalten.

Die in der zweiten Hauptgruppe vereinigten Formen stellen in systematischer Hinsicht keine einheitliche Gruppe dar. Nahe verwandt unter sich sind sicher die Podochilinen und Glomerinen, gleichfalls auch wieder Physurinen und Spiranthinen, während die Ophrydinen sicher als eine einheitlich geschlossene Gruppe, die in ihrer Entwicklungshöhe ungefähr der Gruppe der Vandeen parallel steht, anzusehen ist.

Was die Bentham'schen Neottieen betrifft, so stellen sie, trotzdem auch Pfitzer und Schlechter sie im wesentlichen in der ursprünglichen Fassung anerkannt haben, sicher keine homogene Gruppe dar. Doch fehlte dem Verfasser zu einer eingehenden Untersuchung das entscheidende Material[1]).

Es sei nun einiges aus den Pfitzer'schen Einwänden gegen das Bentham'sche System angeführt.

Was die ersten drei Argumente betrifft, welche Bentham als Kriterien für sein System benützte, so hat Pfitzer ja zweifellos recht, wenn er sie allein nicht gelten läßt, aber er übersieht, daß jedes allein von ihnen auch nicht entscheiden soll.

Wir wenden uns zunächst zu der Frage nach der Bedeutung der Konsistenz des Pollens. Gewiß hat Pfitzer recht, wenn er sagt, es

1) Untersuchungen über die hierher gehörigen einheimischen Formen sind im Gange, konnten jedoch noch nicht zum Abschluß gebracht werden.

handle sich hier um ganz späte Differenzierungen; anderenteils kann nach den hier vorliegenden Untersuchungen nicht geleugnet werden, daß bestimmte Beziehungen bestehen zwischen der Konsistenz des Pollens und der Ausbildung des Rostellums. Nun wendet Pfitzer ein, daß „die Variation in der Pollinienkonsistenz in nächster Beziehung zu der Befruchtung der Blüten durch Insekten" stünden. Es fragt sich aber, ob dem wirklich so ist, ob z. B. das Pollinarium einer Vanda weniger funktionsfähig wäre, wenn die Pollinien nicht wachsartig, sondern von der Konsistenz eines Spiranthespolliniums wären; oder, wenn wir Haemaria und Spiranthes vergleichen, so resultiert in beiden Fällen das gleiche Pollinarium, hier indes Pollen mit Massulabildung, dort das typische Polychondreenpollinium. Oder die Formen der ersten Hauptgruppe: wenn wir die Pollinienanheftung bei Nephelaphyllum der bei Laelia vergleichen, so wird sie ganz gleich erfolgen, ungeachtet daß die Pollinien von Laelia wachsartig, die bei Nephelaphyllum von lockererem Gefüge sind.

Hier, in der Ausbildung der Pollinien, liegen ebenso spezifische Äußerungen der Entwicklungstendenz vor, die nicht in direkter Beziehung zur Anpassung an die Außenwelt stehen, wie wenn es sich um die Ausbildung konvolutiver und duplikater Knospenlage der Blätter handelt. Und selbst wenn in der Konsistenz der Pollinien Anpassungen vorlägen, mit welchem Recht sind sie dann weniger von systematischer Bedeutung als die wasserspeichernden Internodien bei vielen Orchideen, nach deren Vorhandensein oder Fehlen Pfitzer seine Gruppen höchst unnatürlich zusammenfaßt?

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß der Verfasser in der Konsistenz der Pollinien ein ausschlaggebendes Charakteristikum sieht. Nur wenn ganze Gruppen, wie z. B. die Formen der dritten Hauptgruppe oder die Ophrydinen in der Beschaffenheit der Pollinien übereinstimmen, so ist das eben ein Punkt, der gleichfalls mitspricht in der Beantwortung der Frage nach der wirklichen Zusammengehörigkeit der Formen.

Wir führen noch einen Satz aus der Pfitzer'schen Kritik an, der beweist, wie sehr Pfitzner um eine vorgefaßte Meinung gegen das Bentham'sche System zu stützen, alle Gründe, auch die wenigst stichhaltigen, ins Feld führte. Er schreibt a. a. O. pag. 24: „Außerdem besteht das praktische Bedenken, daß der Systematiker, wenn die Pollinien aus den Blüten durch Insekten entfernt sind, was oft genug vorkommt, ganz hilflos ist und sein Hauptmerkmal verliert." Nun beruht bekanntlich unser ganzes System der Angiospermen im wesent-

lichen auf der Ausbildung der Blüte. Angesichts der Pfitzer'schen Argumentation liegt die Frage nahe, ob es nicht auch durch ein anderes zu ersetzen sei. Derselbe Systematiker, der einmal die Pollinien entfernt findet, könnte ja ein anderes Mal einer gerade nicht blühenden Pflanze aus irgendeiner Familie begegnen, und wäre dann wieder „hilflos" und „hätte sein Hauptmerkmal verloren".

Höchst bedenklich werden die Angriffe Pfitzer's gegen Bentham da, wo es sich um die Besprechung der sogenannten Anhangsgebilde der Pollinien handelt.

Pfitzer schreibt a. a. O. pag. 26: „Das ganze Gewicht des Unterschieds fällt darauf, ob das Anhängsel des Polliniums eine Caudicula oder eine Stipes ist: erstere charakterisiert die Epidendeen, letztere die Vandeen." Richtig erkennt er dann, daß die Caudicula „aus dem Inneren der Anthere stammt", während der Stipes „ein Teil des Rostellums oder der !? Säulenoberfläche ist".

Wieder kommt indessen nun eine Gegenargumentation, an deren Beweiskraft sehr zu zweifeln ist a. a. O. pag. 26: „Wir bedürfen aber schon entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen oder wenigstens eingehender mikroskopischer Prüfungen, um festzustellen, ob solch ein minimales Anhängsel eine Caudicula oder eine Stipes ist, nur so läßt sich die systematische Stellung der Pflanze bestimmen". Man denke nur wieder, wie sehr oft auch in der Systematik die schwierigeren Entscheidungen der mikroskopischen Untersuchung überlassen sind, man denke nur z. B. an die Rolle, welche die Ausbildung und Stellung der Samenanlagen bei den Angiospermen besitzt; von Moosen und Algen gar nicht zu sprechen, deren genauere morphologische und systematische Erkenntnis stets nur mit Hilfe des Mikroskopes möglich ist.

Pfitzer fährt fort a. a. O. pag. 26 ff.: „Wie ist es nun aber, wenn, da ja die Klebmasse an sich unwichtig ist, eine Epidendree keine oder fast keine Caudicula hat — ist sie dann eine Malaxidee oder eine Vandee?... Die Frage spitzt sich dahin zu, gibt es eine scharfe Grenze zwischen denjenigen Blüten, in welchen nur die Klebmasse sich abtrennt, was ja ohne Bedeutung sein soll, und denen, wo außerdem noch eine nicht klebrige Membran zwischen Glandula (= Klebmasse) und Pollinium eingeschaltet ist?"

Damit hat Pfitzer die wesentlichen und entscheidenden Fragen in der Beurteilung der beiden meistumstrittenen Gruppen der Epidendreen und Vandeen festgestellt. Allerdings ohne sie zu beantworten.

Die Beantwortung ergibt sich aus den hier geführten Untersuchungen. Sie sprechen deutlich genug, daß die Frage gegen Pfitzer

und dahin entschieden ist, daß eine scharfe Grenze zwischen Epidendreen und Vandeen gezogen werden kann und muß.

Und wenn sich Pfitzer auf Darwin beruft a. a. O. pag. 27, der sich dahin ausgesprochen hat, daß die allmählichsten Abstufungen bestehen zwischen Vandeen mit großem, deutlichem Stipes und anderen Formen derselben Gruppe, die nur Andeutungen davon zeigen, und daß sich die Reihe auch außerhalb der Vandeen fortsetze, weil, wo überhaupt Klebmasse zur Anheftung der Pollinien auftrete, diese aus dem Rostellum stamme, so ist das zunächst noch kein Beweis gegen die Präzision der Bentham'schen Gruppierung.

Es bleibt immer als Charakteristikum der Epidendreen feststehend die primitive Art der Rostellbildung, bei welcher lediglich auf der der Anthere abgewandten Seite Klebmasse, die sich nicht als Ganzes geschlossen ablöst, produziert wird, ohne daß auch die Epidermis der der Anthere zugewandten Rostellseite mit in den Dienst der Pollenübertragung träte.

Und es gilt als Charakteristikum der Vandeen:

1. die Bildung eines Stipes, bestehend aus Stipesplatte und einer sich einheitlich ablösenden Rostellklebmasse und
2. die Bildung einer Klebmasse, die hervorgeht aus der stellenweise vergrößerten Tapete der Pollinien und deren Anheftung an die Stipesplatte dient.

Was den ersten Punkt betrifft, so leiten Fälle mit sehr kurz ausgebildeter Stipesplatte, wie die Maxillarinen und Xylobium pallidiflorum, auf die sich Pfitzer natürlich bezieht, über zu den Formen, wie sie in der zweiten Hauptgruppe zusammengefaßt wurden, bei denen die Bildung einer freien Stipesplatte unterbleibt. Indem es dort jedoch nicht, wie bei den Vandeen, zur Zwischenschaltung von parenchymatischen Elementen zwischen die sich ablösende Klebmasse und die der Vandeenstipesplatte homologe Epidermispartie kommt, bleibt auch hier die Trennung scharf genug.

Was nun den zweiten Punkt betrifft, die Bildung von Klebstoff innerhalb der Anthere zum Zweck der Anheftung der Pollinien an die Stipesplatte, so hat ihn Pfitzer überhaupt nicht berücksichtigt. Uns scheint er bedeutend genug, da er nochmals eine scharfe Grenze gegen die Formen unserer zweiten Hauptgruppe zieht, selbst wenn die Ausbildung der apikalen Partie des Rostellums dort als erster Schritt zur Stipesbildung, wie sie bei den Vandeen vorliegt, anzusehen ist. Und wenn man vielleicht einwendet, Ophrydinen und Vandeen wären auf Grund unserer Trennungsmerkmale nicht zu unterscheiden, so mag

hier zunächst genügen, daß bei den ersteren die mächtige Entfaltung der Tapete, aus welcher die Pollinienklebmasse hervorgeht, an der Basis der Pollinien, bei den Vandeen an deren Spitze auftritt. Übrigens wird auch sonst niemand derartig im allgemeinen verschieden entwickelte Formen zusammenfassen wollen. Letzten Endes kann eben stets nur der Vergleich aller Merkmale zu einem befriedigenden Resultat führen und der allgemeine morphologische Aufbau wird besonders da am meisten zu bedeuten haben, wo innerhalb einzelner Momente in der Gestaltung der Blüte eine Konvergenz vorliegt.

So erscheint im allgemeinen das Bentham und Hoocker'sche System trotz der Anfechtungen von seiten Pfitzers, als ein System, das zweifellos die Hauptgruppen innerhalb der Orchideen präzis erfaßt hat und erfassen läßt.

Nur was die uns nicht homogen erscheinende Gruppe der Neottieen betrifft, die übrigens auch von Pfitzer und Schlechter in der alten Fassung beibehalten wurde, so werden Untersuchungen an Material, das alle die einzelnen Untergruppen umfaßt, hier noch einzusetzen haben. Daß ein Teil der Neottieen wohl zu den Epidendreen zu rechnen ist, ergibt sich aus den Untersuchungen an Bletilla und Sobralia. Daneben finden sich Formen mit offenbar noch sehr ursprünglicher Rostellbildung, dafür spricht die Gattung Vanilla. Zuletzt besitzt die Gruppe z. B. in den hier untersuchten Physurinen und Spiranthinen Formen, die in der Entwicklung ihres Rostellums über die Gruppe der Epidendreen hinausgehen und überleiten zu Formen mit ausgesprochener Stipesbildung.

Unklar erscheint zuletzt die Stellung der Glomerinen und Podochilinen. Einer unmittelbaren Einfügung in die Vandeen, wie sie Bentham vornahm, widerspricht zunächst schon die Konfiguration der Pollinien, die sich letzten Endes von extrem entwickelten Formen der Epidendreen, wie Eria floribunda, Arpophyllum ableiten. Anderenteils weicht die Rostellbildung in der typischen Entwicklung einer sich als Ganzes ablösenden Klebmasse und der damit verbundenen Epidermis so sehr von der der Epidendreen ab, daß an eine Angliederung hieran gleichfalls nicht zu denken ist.

Wenn nun im Vorhergehenden die Gültigkeit des Benthamschen Systems zu erweisen versucht wurde, so bleibt noch immer der Einwand bestehen, ob nicht eben das System von Pfitzer auf Kriterien sich stützt, deren Annahme ein tieferes Erfassen der tatsächlichen Verwandtschaft der Orchideen ermöglicht. Das ist indessen nicht der Fall.

Zunächst die erste Gliederung der monandrischen Formen in Basitonae und Acrotonae betreffend, so ist der Begriff der Basitonen, der sich mit der Gruppe der Ophrydinen deckt, sicher zurecht bestehend. Anders liegen die Verhältnisse bei den Formen, die Pfitzer als Acrotonae zusammenfaßt. Von Acrotonie kann gesprochen werden unter den hier untersuchten Formen bei Physurinen und Spiranthinen, bei Coelogyninen und im gewissen Sinne noch bei den Formen der dritten Hauptgruppe, sofern man unter acroton versteht, die Umbildung der Pollinien an ihrem oberen Ende im Zusammenhang mit der Ausbildung von Einrichtungen die zu ihrer Anheftung dienen. Mag es sich nun handeln um Zuspitzung der Pollinien, wie bei den ersten drei Gruppen, oder um die Ausbildung einer mächtigen Tapete, wie bei den Formen der dritten Hauptgruppe. Auch so liegen freilich noch immer sehr heterogene Momente vor. Allen übrigen Formen dagegen ist die Acrotonie völlig abzusprechen. Wer will, könnte bei Formen wie Laelia und ähnlichen von Mesotonie sprechen, insofern, als Einrichtungen, welche mit der Pollinienanheftung in Beziehung stehen: die Caudiculabildung, hier an der vorderen Flanke der Pollinien, also in der Mitte zwischen oberem und unterem Ende der Pollinien sich finden. Dann splittern allerdings Formen wie Dendrobium und andere nochmals ab.

Die zweite Charakteristik betreffend, ob die Infloreszenzen end- oder seitenständig auftreten, also acranthe oder pleuranthe Formen vorliegen, so bleibt zunächst die Frage offen, was ursprünglicher sei. Nun ergibt sich aus dem Pfitzer'schen Schlüssel ohne weiteres, daß die überwiegende Mehrzahl der acranthen Formen sich bei den weniger hoch entwickelten Gruppen denen der Epidendreen findet. Auch die diandrischen Formen sind acranth, anderenteils sind die zweifellos recht abgeleiteten Ophrydinen gleichfalls acranth. Und was die Durchführbarkeit der Einteilung betrifft, so stößt die Sache da auf Widerstand, wo, wie bei den Podochilinen end- und seitenständige Blütenstände zusammen sich finden. Was hier die Zuteilung zu den Acranthae, die Pfitzer vornahm, rechtfertigt, bleibt unklar.

In wie weit die anderen vegetativen Merkmale, wie sie bereits oben aufgeführt wurden, wirklich zu einer eindeutigen Gliederung führen, wurde nicht untersucht. Selbst wenn es der Fall wäre, bleibt immer noch der Einwand bestehen, daß es sich um zweifellos recht nebensächliche Momente handelt.

Endlich der Unterschied zwischen Homo- und Heteroblastie der Sprosse, ob ein oder mehrere Internodien zu Wasserspeichern verdickt sind; wenn, um nur zwei Beispiele herauszugreifen, innerhalb der

Gruppe der Ponerinen alle Übergänge von schlanken Stämmen zu homoblastischen und heteroblastischen sich finden, und wenn innerhalb der einen einzigen Gattung Dendrobium wieder alle drei Möglichkeiten: schlanker Stamm, Homoblastie und Heteroblastie verwirklicht sind, so kann unmöglich ein Moment gegeben sein, das mit Recht ein anderes Mal große Gruppen eint und trennt.

München, Pflanzenphysiologisches Institut. 22. April 1919.

Literatur.

1) Darwin, Charles, Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. 2. Aufl. 1877. Aus dem Englischen übersetzt von J. V. Carus.
2) Goebel, Karl v., Organographie der Pflanzen II. 1898—1901.
3) Jost, Ludwig, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. 1913.
4) Pfitzer, Ernst, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. 1882.
— Morphologische Studien über die Orchideenblüte. 1886.
— Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. 1887.
— Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Orchideenblüte. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. XIX. 1888.
5) Reichenbach, H. G., De pollinis Orchidearum genesi ac structura et de Orchideis in artem ac systema redigendis. 1852.
6) Schlechter, Rudolf, Die Polychondreae und ihre systematische Einteilung. Englers Jahrb. XLV. 1911.
7) Schlechter, Rudolf, Die Orchideen. Berlin 1915.
8) Wolf, Th., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Orchideenblüte. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. IV. 1865.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. 1. Einführung in das Thema	213
2. Erläuterung der Fachausdrücke	214
II. Spezieller Teil	217
Apostasiinae	217
Cypripedilinae	217
Vanillinae (Vanilla)	218
1. Hauptgruppe:	220
Bletillinae (Bletilla)	221

Seite

Sobraliinae (Sobralia) 222
Dendrobiinae (Dendrobium, Eria) 222
Bolbophyllinae (Bolbophyllum, Megaclinium, Cirrhopetalum) . . 225
Collabiinae (Nephelaphyllum) 226
Laeliinae (Laelia, Schomburgkia, Sophronitis, Neolauchea, Isabelia, Cattleya, Encyclia, Epidendrum; Leptotes, Brassavola, Homalopetalum, Hormidium, Lanium; Laeliocattleya) 228
Ponerinae (Arpophyllum, Coelia) 237
Phajinae (Phajus, Acanthephippium, Calanthe, Chysis) 239
Pleurothallidinae (Octomeria, Restrepia, Stelis, Pleurothallis, Scaphosepalum, Masdevallia) 242
Coelogyninae (Coelogyne, Neogyne, Pholidota, Platyclinis) . . 247
2. Hauptgruppe 251
Physurinae (Goodyera, Haemaria) 251
Spiranthinae (Spiranthes) 254
Ophrydinae (Gymnadenia, Cynosorchis, Orchis; Anacamptis) . . 254
Podochilinae (Appendicula, Podochilus) 260
Glomerinae (Ceratostylis) 263
3. Hauptgruppe 265
Maxillarinae (Trigonidium, Maxillaria, Ornithidium, Mormolyce) 266
Lycastinae (Lycaste, Xylobium, Angulsa, Bifrenaria) 268
Zygopetalinae (Zygopetalum) 270
Cymbidiinae (Cymbidium) 270
Cyrtopodiinae (Cyrtopodium) 273
Gongorinae (Gongora, Stanhopea) 275
Oncidiinae (Oncidium, Odontoglossum, Cochlioda, Brassia, Miltonia, Ada, Gomeza) 277
Sarcanthinae (Renanthera, Anocentrum, Sarcochilus, Aerides, Trichoglottis, Acampe, Saccolabium, Phalaenopsis, Angraecum, Vanda, Stauropsis, Euanthe) 282
Catasetinae (Catasetum) 287
III. Allgemeiner Teil 289
1. Ausbildung der Pollinien 289
2. Ausbildung des Rostellums 295
3. Beziehungen zwischen Anthere und Rostellum 296
a) Beziehung zwischen der Ausbildung und Konfiguration der Pollinien und der Ausbildung des Rostellums 296
b) Biologische Bedeutung der bei den Orchideen sich findenden Pollinienkonfiguration 299
c) Lage der Anthere 300
4. Systematik der Orchideen 302
Literatur 309

Farnstudien.

Von **Erich Köhler.**

(Mit 14 Abbildungen im Text.)

I. Über Aspidium Moorei (Hk.) Diels und einige andere verwandte Formen.

Aus der Beschreibung, die Hillebrand in seiner Flora von Hawaii von den verschiedenen Formen des Asplenium (Athyrium) deparioides Brack. gibt (Hillebrand, Flora of the Hawaiian Islands 1888, pag. 614ff.), geht hervor, daß sich bei dieser Spezies eine Reihe aufstellen läßt, in welcher alle Übergänge zwischen dem randständigen — „becherförmigen", und dem flächenständigen — „athyroiden" Sorus vertreten sind. Nach Hillebrands Auffassung wäre die Becherform der abgeleitete, die athyroide Form dagegen der ursprüngliche Zustand. Aber auch die entgegengesetzte Auffassung ist berechtigt; es sind wenigstens bis jetzt noch keine Tatsachen bekannt geworden, die uns zwingen könnten, uns für die eine von beiden Auffassungen endgültig zu entscheiden. Die Umwandlung des athyroiden Sorus in den becherförmigen geht folgenden Weg. Das ursprünglich seitlich am Nerv angeheftete (athyroide) Indusium nimmt bei seiner Verschiebung auf den Blattzahn eine zum Nerv quer gerichtete Stellung ein. Das Indusium auf der Unterseite bildet eine untere, der Blattzahn eine obere Klappe; zwischen diesen Klappen, die an der Seite freibleiben, sitzen die Sporangien. Ein weiterer Schritt erfolgt damit, daß Blattzahn und Indusium auf der einen Seite miteinander verwachsen, während die andere Seite offen bleibt. Es kommt dann ein becherförmiges, seitlich durch einen Spalt geöffnetes Gebilde zustande. Dies konnte ich an Herbar-Material bestätigen. Nach Hillebrand's Angaben kommt es nie vor, daß der Becher im ganzen Umfang geschlossen ist. Mit dieser Feststellung würden die von Hooker und Greville (Icones Filicum 1831) und Christ (Die Farnkräuter der Erde 1897, 223) gegebenen Abbildungen, auf denen das Indusium als becherförmiges Gebilde ohne seitlichen Spalt dargestellt ist, in Widerspruch stehen.

Es ist nun von Interesse, daß in der Familie der Polypodiaceen die Gattung Athyrium nicht die einzige ist, bei der sich die Verschiebung des Sorus nach dem Rande — oder, wenn man will, die Verschiebung des randständigen Sorus auf die Unterseite — verfolgen läßt. Auch in der Gattung Aspidium gibt es zwei Formengruppen, bei denen ein analoges Verhalten festgestellt werden konnte. Zur einen von den beiden Gruppen gehört diejenige, die Christ (l. c. 262) als Gruppe Diclisodon Moore bezeichnet hat. Dahin gehören zwei Formen, die beide auf Ceylon und der Südspitze von Vorderindien vorkommen: Aspidium deparioides Hook. und Aspidium concinnuum Thwait. Sie unterscheiden sich dadurch voneinander, daß die Sori bei letzterer Form zwar den Blattrand erreichen, aber noch auf der Blattfläche sitzen, während die Sori von A. deparioides am Ende der Fiederlappen sitzen. Das Indusium von A. concinnuum ist nierenförmig, ein typisches Aspidien-Indusium, dasjenige von A. deparioides, ist zweiklappig: die eine obere Klappe ist nichts anderes als das äußerste Ende des Fiederlappens (vgl. die von Christ, l. c. 262 gegebene Abbildung), die andere, untere Klappe ist dem nierenförmigen Indusium von A. concinnuum homolog. Zum becherförmigen Indusium, wie für die oben erwähnte Athyriumgruppe bekannt geworden ist, ist die Entwicklung in der Gruppe Diclisodon nicht fortgeschritten.

Eine zweite Gruppe aus der Gattung Aspidium, bei der eine Verschiebung des Sorus nach dem Rand eingetreten ist, möchte ich als die Gruppe Deparia Hook. et Grev. bezeichnen. Sie würde eine Untergruppe der von Christ (l. c. pag. 230) eingeführten Gruppe Cicutaria darstellen.

Dazu gehören folgende Formen:

1. Aspidium Moorei Hook. (Neukaledonien),
2. A. depariopsis C. Chr. (Fidiji),
3. A. Godeffroyi (Luerss.) Christ. (Fidiji), und wahrscheinlich
4. Deparia nephrodioides Bak. (Lord Howe-Insel).

Ich hatte Gelegenheit, an Aspidium Moorei, das in den Pflanzenhäusern des Münchener botanischen Gartens kultiviert wird, Untersuchungen anzustellen. Bevor ich jedoch über meine Ergebnisse berichte, sei dasjenige, was über die anderen drei Formen bekannt geworden ist, mitgeteilt.

Aspidium depariopsis hat randständige Sori ohne Indusien; im übrigen gleicht es Aspidium Moorei. Baker (Journal of. Bot. 1879, 297) beschreibt diese Form unter dem Namen Polypodium (Depariopsis) deparioides. Diels (Natürliche Pflanzenfamilien, IV, 186) führt sie unter dem Namen Aspidium deparioides auf.

Aspidium Godeffroyi (Luerss.) Christ. Eine ausführliche Beschreibung des fertigen Zustands dieser Form gibt Luerssen (Filices Graeff. 222 in Mitteilungen a. d. Gesamtgebiet d. Botanik; Schenk u. Luerssen 1874). Er gibt an: „Sori auf den durch die etwas keulig angeschwollene Vereinigung zweier oder dreier Nervenäste (Receptaculum) gebildeten zahnartigen Vorsprüngen des Randes der Fiedersegmente, über den Blattrand frei vorragend, doch nicht gestielt, bis auf sechs auf einem Segmente. Indusium breit nierenförmig, am Rande schwach gewimpert, goldbraun bis dunkelbraun, mit dem Zahn des Segmentrandes zu einem im halbreifen Zustande etwas zusammengedrückten Becherchen verwachsen, später bei Reife des Sorus meistens mehr oder minder zerrissen.“ Auf der dazu gehörigen Taf. XIX sind die Sori abgebildet. Baker (Annales of Botany V, 199) führt die Form auf als Deparia Godeffroyi: „Habit and cutting of Nephrodium cicutarium; veins forming copious areolae whit branched free included veinlets.“

Die 4. Form endlich, Deparia nephrodioides Baker, sammelte Baker auf der Lord Howe-Insel (Gardeners Chronicle 1872, 253). Nach der Beschreibung Baker's stimmt sie im Habitus überein mit Aspidium Moorei. Was den Sorus anbetrifft, so sagt Baker: „Sori marginal, one placed on the upper side of each ultimate lobe of the fertile divisions, the sessile involucre composed of two reniform valves, which scarcely differ from the blade in texture.“ Es besteht noch Unsicherheit darüber, wohin diese Form zu stellen sei. Doch scheint mir kaum fraglich, daß sie zur Gruppe Deparia gehört.

Über die Verschiebung des Sorus von der Blattunterseite nach dem Blattrand — oder umgekehrt; vgl. das bei Athyrium proliferum oben angeführte — läßt sich eine Reihe aufstellen mit folgenden Stufen: a) Ausgangsstadium: Stellung der Sori auf der Blattunterseite. b) 1. Stufe Verlegung des Sorus nach außen auf den Fiederlappen, Stellung noch auf der Blattunterseite. c) 2. Stufe: Hinausrücken des Sorus nach dem Rande; Placenta und Indusium bleiben noch auf der Blattunterseite; der Sorus wird auf der Oberseite nur noch von der Spitze des Fiederlappens bedeckt. d) 3. Stufe: Weiteres Hinausrücken der Placenta auf den Blattrand. Herumgreifen des unterseitigen Indusiums auf die Oberseite. Vorstufe zur Becherform. e) 4. Stufe: entweder a) becherförmige Ausbildung des Indusiums; Sorus kommt auf einen Stiel zu sitzen, oder b) Sorus bleibt nackt, Indusium wird nicht mehr angelegt. — Die Stellung, die die verschiedenen Formen auf dieser Stufenleiter einnehmen, ist aus folgender Darstellung ersichtlich.

Gruppe	Ausgangs-stadium	Stufe 1	Stufe 2	Stufe 3	Stufe 4 a	Stufe 4 b
Deparia	Aspidium cicutarium	—	A. Godeffroyi Deparia nephrodioides	A. Moorei	A. Moorei	A. depariopsis
Diclisodon	—	A. concinnuum	A. deparioides	—	—	—

Untersuchungen an Aspidium Moorei, Diels.

Aspidium Moorei, Diels (syn. = Trichiocarpa Moorei, J. Smith = Cionidium Moorii, Moore = Deparia Moorei, Hook.) aus der Familie der Polypodiaceen wächst in Neukaledonien, der durch ihren Endemismus bekannten Insel (vgl. Christ, Geographie der Farne). Bei dieser Pflanze

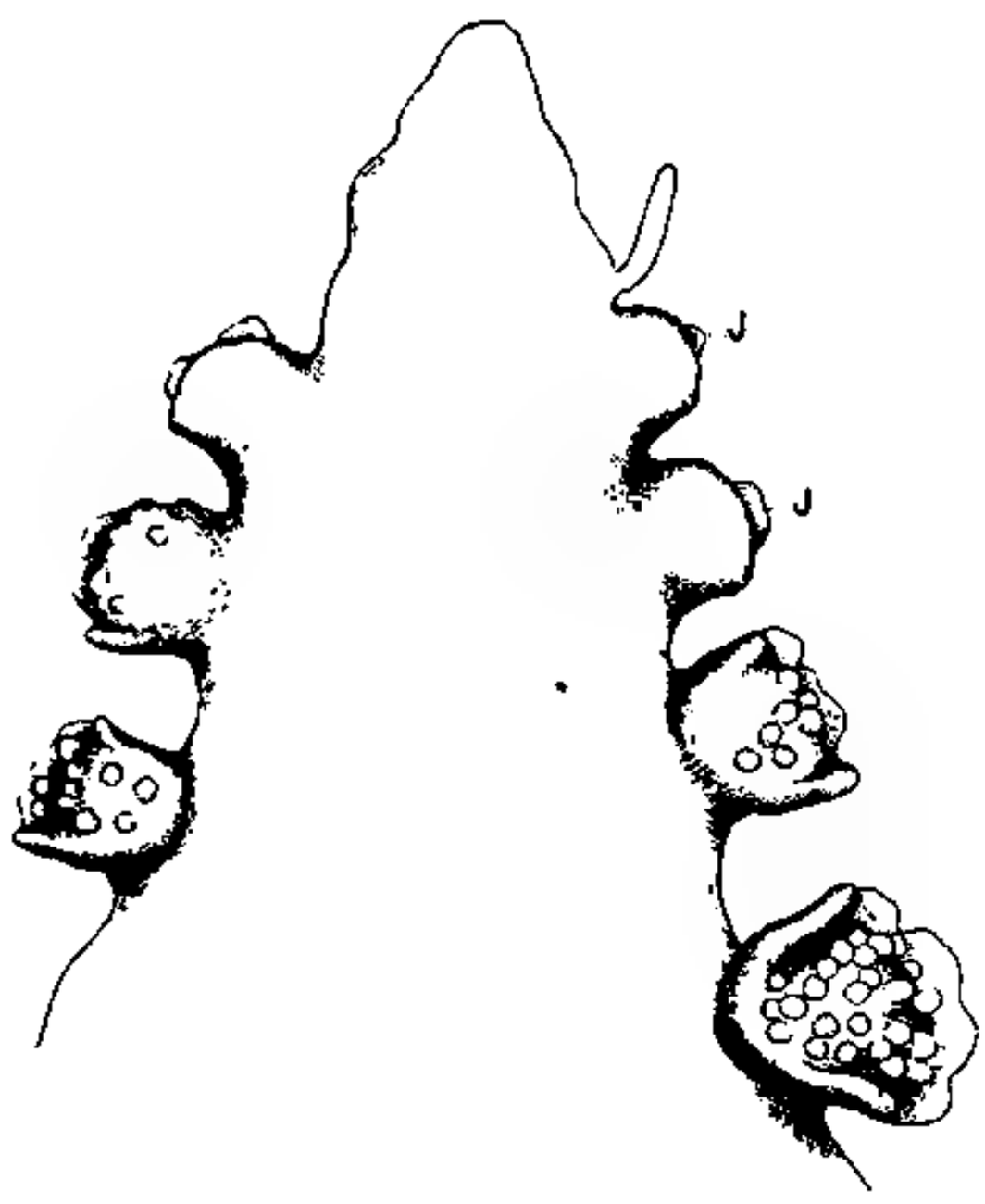


Fig. 1.

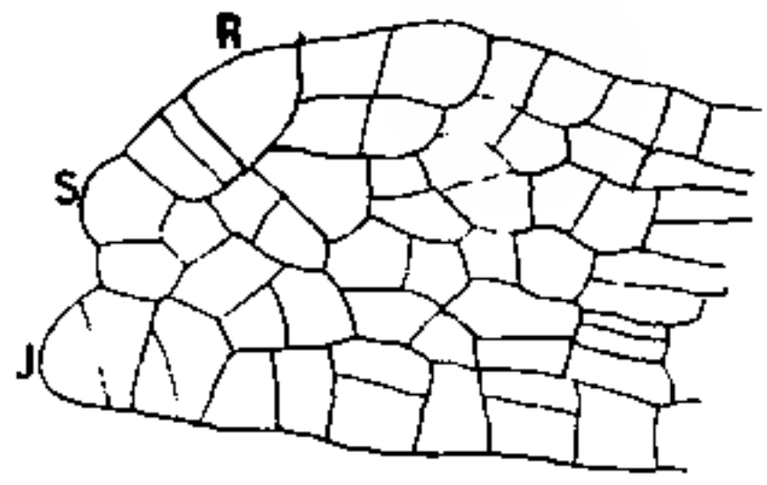


Fig. 2.

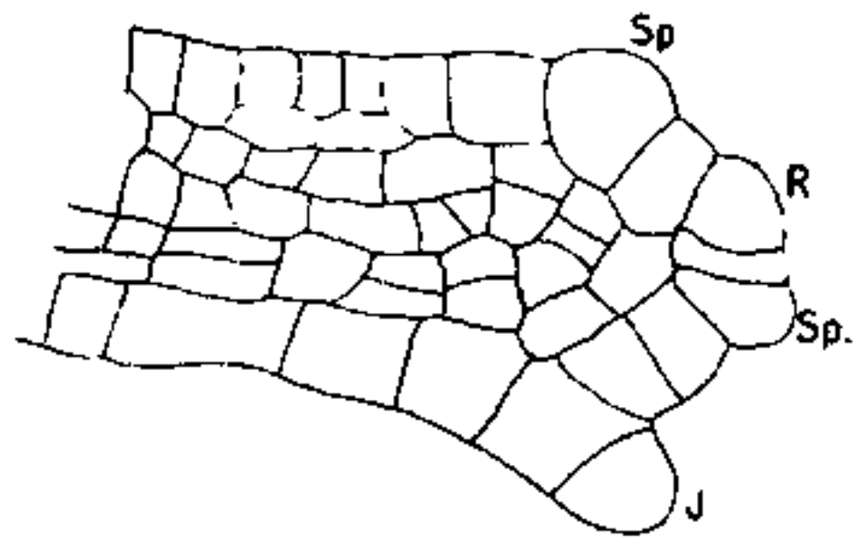


Fig. 3.

sitzen die Sori gewöhnlich am Blattrand; unter günstigen Bedingungen treten sie, wenn auch in geringerer Zahl, in zerstreuter Anordnung außerdem auf der oberen Blattfläche auf. Die randständigen Sori sitzen auf einem kürzeren oder längeren Stiel. Die Sporangien sind umgeben von einem unregelmäßig gelappten glockenförmigen Indusium, das auf der Oberseite durch einen mehr oder weniger tiefen Spalt geöffnet ist. Die flächenständigen Sori sitzen auf der Blattoberseite und zeichnen sich durch ein im ganzen Umfang geschlossenes, ebenfalls glockenförmiges Indusium aus.

Der randständige Sorus. Am Rand des jungen Blattes entstehen an Stellen, die sonst den Orten der Fiederanlage bei anderen Farnen entsprechen, in akropetaler Reihenfolge lokale, linsenförmige Anschwellungen, die anfangs nur wenig, in fortgeschritteneren Stadien mehr und mehr über den Blattrand vorspringen (Fig. 1). Bei Betrachtung einer derartigen Verdickung kann man schon sehr früh wahrnehmen, wie sich aus der Fläche der Unterseite, in der Nähe des Blattrandes die Anlage des unterseitigen Indusiums herausarbeitet (Fig. 1*J*). Fig. 2 zeigt den Längsschnitt durch ein solches Stadium. Mit *J* ist die Anlage des Indusiums bezeichnet; dieses ist, wie man sieht, eine Bildung der oberflächlichen Zellschicht; *S* das erste Sporangium, *R* die keilförmige Blattrandzelle, welche etwas nach oben verschoben ist. Zugleich mit, gewöhnlich aber kurze Zeit nach der Anlage des unterseitigen Indusiums entstehen die ersten Sporangienanlagen als Vorwölbungen epidermaler Zellen. Die plazentale Region, vom unterseitigen Indusium an sich erstreckend, greift um den Blattrand *R* noch ein ansehnliches Stück auf die Oberseite über, wie aus Fig. 3 ersichtlich ist. Die ersten Sporangien entstehen also sowohl ober- wie unterhalb der noch vorhandenen Randzelle *R*. Auch letztere kann einem Sporangium den Ursprung geben. Die Folge der Sporangienanlegung ist unregelmäßig, „mixed" nach Bower. Bei der ferneren Entwicklung ist der oberflächliche Teil der Placenta hinsichtlich der Sporangienproduktion gefördert, wobei sich keinerlei Anzeichen der Anlegung eines oberseitigen Indusiums nachweisen lassen. Das unregelmäßig gelappte Indusium der Unterseite vergrößert sich in der Fläche und greift allmählich unter Inanspruchnahme weiterer epidermaler Zellen um den Sorus herum, indem es die Form einer Glocke mit unregelmäßig gelapptem Rand annimmt. Diese Glocke bleibt häufig an der nach oben gerichteten Seite durch einen breiteren oder schmäleren Spalt geöffnet. Die Spalte kann — doch ist dies selten — durch selbständige, vom unterseitigen Indusium mehr oder weniger unabhängige Entstehung einer oberseitigen indusiumartigen Epidermiswucherung zugedeckt werden. Am reifen Zustand können meist nur noch Andeutungen der ursprünglich dorsiventralen Gestaltung des Indusiums wahrgenommen werden. Das reife Indusium ist häufig ringsum geschlossen, die Spalte, infolge des Wachtums des Indusiums an der Basis, an den Rand hinausgerückt und nur noch als Einschnitt im Rand zu erkennen.

Den Längsschnitt durch ein älteres, halbreifes Stadium zeigt Fig. 4; dabei fällt die „gemischte" Anordnung der Sporangien deutlich in die Augen. Bei der weiteren Entwicklung hebt sich der Sorus durch interkalares Wachstum an der Basis mehr und mehr aus dem Blattrand

heraus und kommt schließlich auf einen kürzeren oder längeren Stiel, der von einem Leitbündel durchzogen ist, zu sitzen. Die Länge des Stiels ist je nach dem Standort Schwankungen unterworfen. Schon in frühen Stadien zeigt der Sorus eine goldgelbe Färbung, die bei der Reife in eine rotbraune umschlägt.

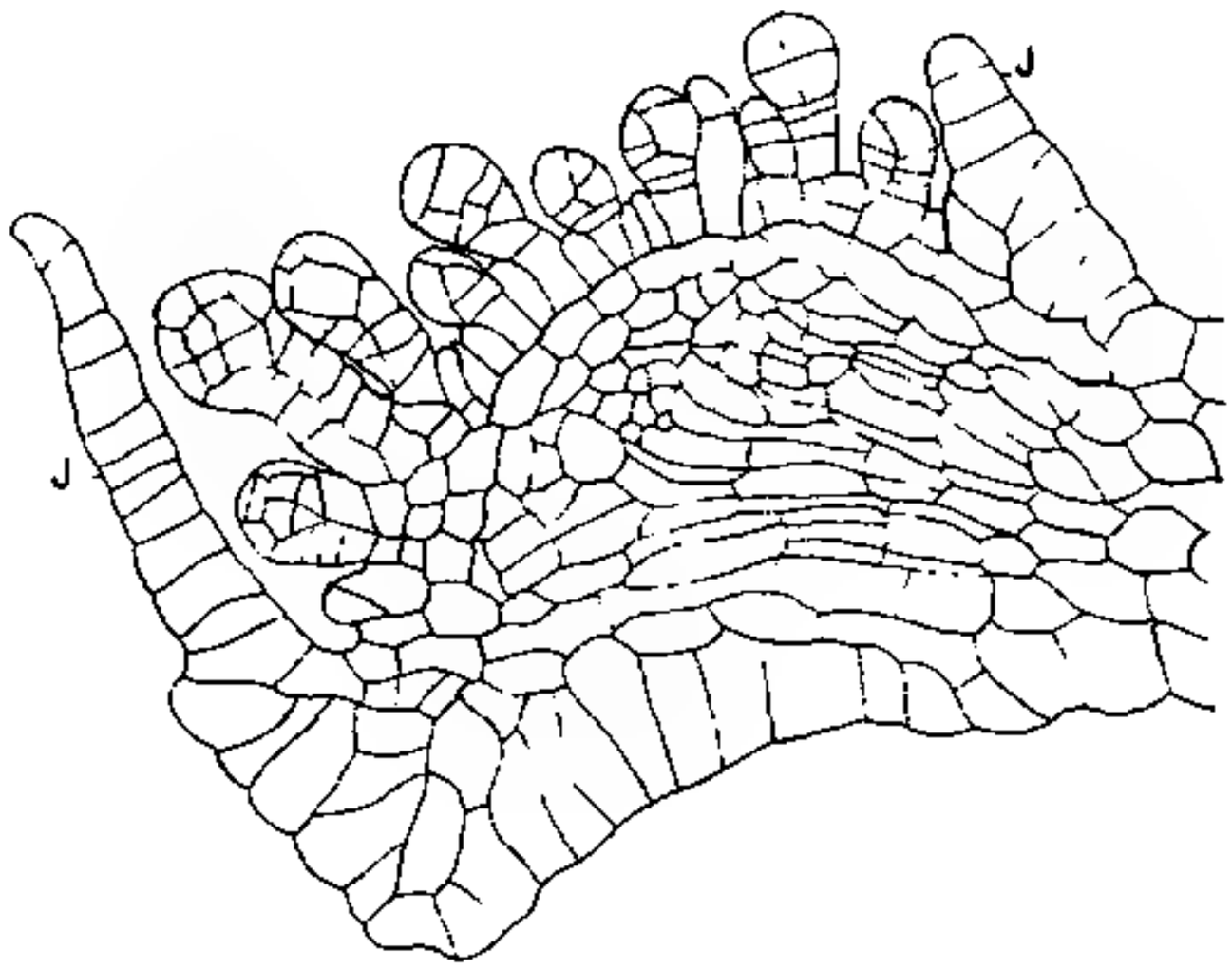


Fig. 4.

Der flächenständige Sorus. Das Vorkommen von Sporangien auf der Oberseite von Sporophyll-Laubblättern ist auf seltene Ausnahmefälle beschränkt. Kunze (Bot. Zeitg. 1848, 687) berichtet über gelegentliches Vorkommen an Polypodium lepidotum Willd., Polypodium proliferum Klfs. und Asplenium Trichomanes. Dasselbe gibt Goebel für das in Ceylon heimische Aspidium anomalum an (Organographie II, 2, 1144). Bei Aspidium Moorei entstehen die flächenständigen Sori stets im Zusammenhang mit den Blattnerven als ziemlich regelmäßige, im Umriß kreisförmige Höcker und wachsen an der Spitze vermittelst einer oder mehrerer (dies hat sich nicht sicher entscheiden lassen) Initialen. Später bildet sich das Indusium als mehr oder weniger gleichmäßige Wucherung, die den oberen Teil des Sorus, aus dem später die Placenta wird, ringwallförmig umgibt. Fig. 5 zeigt einen Blattquerschnitt, auf dem ein solcher Sorus getroffen ist. Man sieht daran die ringförmige Indusiumanlage *J*. Von da an stimmt die Entwicklung mit der für die randständigen Sori gültigen überein. Das Indusium bleibt aber infolge seiner Entstehungsweise im ganzen Umfang geschlossen. — Der flächenständige

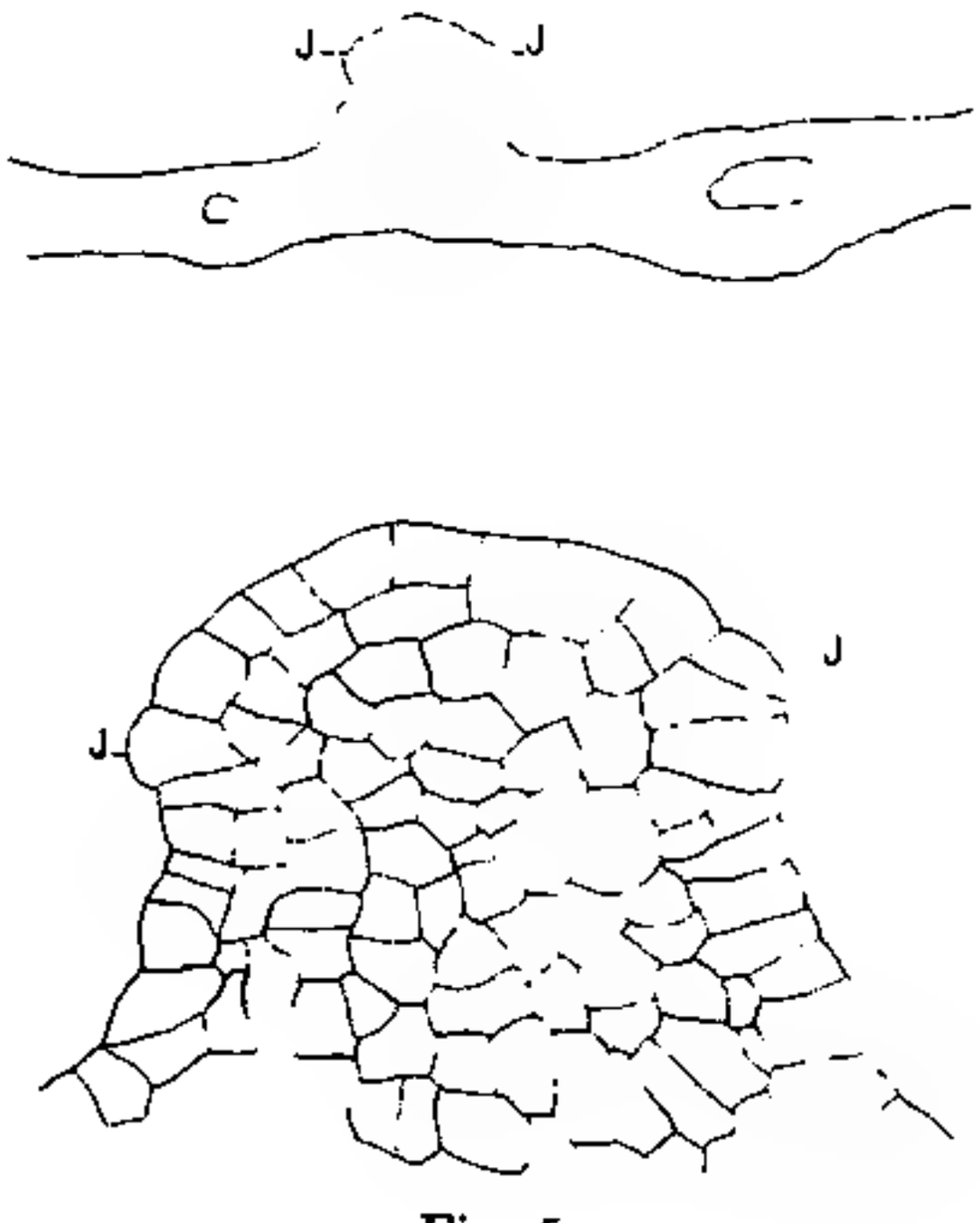


Fig. 5.

Sorus steht immer in Beziehung zur Nervatur, und zwar so, daß eine aus der Blattfläche vorspringende Nervenendigung vom Sorus eingenommen wird. Wo, was selten vorkommt, der Nerv, dem der Sorus aufsitzt, sich im Blatt fortsetzt, handelt es sich immer um eine nachträgliche, sympodiale Verzweigung.

Die Frage nach den verwandtschaftlichen Beziehungen von Aspidium Moorei ist noch umstritten. Eine sichere Endscheidung kann nur getroffen werden auf Grund einer eingehenden anatomischen Untersuchung, die bisher versäumt wurde. Es wird gezeigt werden, daß die Aspidiumnatur der Form nicht mehr in Frage gestellt werden kann. Von Hooker und Baker (Synopsis filicum 55) wird die Form zusammengestellt mit dem später von Christensen (Index) so benannten Athyrium proliferum (Klf.) C. Chr., synonym mit dem am Anfang dieser Arbeit erwähnten Athyrium deparioides Brack. und Deparia concinna Bak., welche Form von Moore zu Dennstaedtia gezogen wurde. Bower (II Studies in the Morphology of Spore-producing Members, No. IV, 77), äußert sich wie folgt: This genus of Ferns (Deparia, Hook and Grev.) has been recognised as having a near relation to Dennstaedtia, from which they differ „mainly by their extramarginal sori" (Synopsis filicum, pag. 55). Christ (c. l. 230), Diels (Nat. Pfl.-Familien, IV, 186) und Christensen (Index, pag. 83) stellen die Form zu Aspidium.

Anatomische Befunde. Hinsichtlich der Entwicklung und des Baues der Sporangien zeigt Aspidium Moorei weitgehende Übereinstimmung mit der Gattung Aspidium. Charakteristisch ist auch das Vorhandensein von Paraphysen, die am Sporangienstiel in Zweizahl entstehen. Am Sporangienstiel in Einzahl entstehende werden von Kündig (Beiträge zur Entw.-Geschichte des Polypodiaceensporangiums, Hedwigia 1888, 1) beschrieben für mehrere Arten von Aspidium, z. B. A. filix mas. Rees (zur Entw.-Geschichte des Polypodiaceensporangiums, Jahrb. wiss. Bot., V. 217—236) beschreibt Paraphysen, die aus mehreren Zellen des Stiels entstehen, bei Aspidium trifoliatum Sw. und Aspidium remotum A. Br. Die Ursprungsstelle der Paraphysen scheint den Angaben Kündig's zufolge nicht konstant zu sein. Bei Aspidium Moorei entspringen sie in der Regel aus den Zellen, die unterhalb der basalen Stockwerke der Segmente gelegen sind. Paraphysen, die auf den Sporangienstielen sitzen, sind meines Wissens bis jetzt nur bei der Gattung Aspidium angetroffen worden. Die Angabe von Rees, daß auch bei Llavea cordifolia Apophysen vorkommen, konnte von Kündig nicht bestätigt werden. (Nach meinen eigenen Untersuchungen kommen an den Sporangienstielen von Llavea cordifolia tatsächlich Apophysen vor. Sie entspringen in Einzahl

dem basalen Teil des Sporangienstiels, von dem sie in nahezu rechtem Winkel abstehen.) Die Zahl der im Sporangium gebildeten Sporen beträgt 48, eine Zahl, die auch bei anderen Gattungen aus der Familie der Polypodiaceen gefunden wurde. An den Sporen konnte ein echtes — nicht immer gleich stark entwickeltes — Perispor im Sinne von Hannig (Flora, N. Folge, Bd. III) nachgewiesen werden. Das Perispor kommt nach Hannig den Aspidiaceen allgemein zu.

Was die Nervatur anbetrifft, so zeigt Aspidium Moorei auch darin Übereinstimmung mit A. cicutarium Sw., daß die Blattnerven nicht durchweg anastomosieren, sondern daß auch freie Nervenendigungen innerhalb der Maschen in erheblicher Zahl anzutreffen sind. A. Moorei gehört zu denjenigen Polypodiaceen, die gleich Aspidium und Davallia bilaterale Sporen haben und somit nach Prantl's Auffassung zu den fortgeschritteneren Typen, im Gegensatz zu denjenigen mit tetraedrischen Sporen, wie z. B. Dennstaedtia und Dicksonia.

Hinsichtlich der systematischen Stellung von Aspidium Moorei kann unter Berücksichtigung aller ihm zukommenden wesentlichen Merkmale gesagt werden, daß es zum Typus der Aspidieen gehört.

Epidermis. In den Zellen der oberseitigen Epidermis kommen vielfach Membranfalten vor, wie sie Haberlandt (Jahrb. f. wiss. Bot. 1882) auch bei Didymochlaena sinuata, Adiantum trapeziforme, Adiantum capillus veneris angetroffen hat. Die Falten entstehen als Einstülpungen der unterseitigen Zellwände und wirken oberflächenvergrößernd zur Ausbreitung der reichlich vorhandenen Chlorophyllkörner. Auch in den Haaren kommt Chlorophyll vor (wie bei A. cicutarium). Die Kerne der Haarzellen liegen den basalen Zellwänden an und sind umgeben von einer größeren Anhäufung von Protoplasma, in dem sehr häufig Chlorophyll auftritt. Dieses ist in den übereinstimmend gebauten Haaren der Blattstiele stets anzutreffen. Dieselben Haare (aber ohne Chlorophyll) kommen auch auf der Außenseite der Indusien vor.

Prothallium. Die Antheridien haben eine ungeteilte Deckelzelle und gleichen darin — nach Schlumberger's Auffassung — den fortgeschritteneren Formen unter den Polypodiaceen. Dagegen konnte das Auftreten von verzweigten Haaren mit Drüsenköpfchen auf der Prothalliumunterseite festgestellt werden. Ähnliche Haarbildungen hat Schlumberger bei Diacalpe aspidioides gefunden; sie werden aufgefaßt als ein Zeugnis der nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu den Cyatheaceen (vgl. Goebel, Organographie II, 959).

Literatur.

1. Baker, Ferns of Lord Howe's Island. Gardeners Chronicle 1872, 253.
2. Bower, II. Studies in the Morphology of Spore-producing Members. IV.
3. Christ, Die Farnkräuter der Erde. 1897.
4. Diels, Cyatheaceae, Polypodiaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. I, 4.
5. Goebel, Organographie II, 2. Aufl., 2.
6. Ders., Flora, Bd. 105, 33. Loxsoma und das System der Farne.
7. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1882.
8. Hannig, E., Über das Vorkommen von Perisporien bei den Filicinen nebst Bemerkungen über die systematische Bedeutung derselben. Flora, N. F., III.
9. Hillebrand, Flora of the Hawaiian Islands. 1888.
10. Hooker, Exotic Ferns, Tome XXVIII.
11. Ders., Lowe Ferns. 1860, VIII, 107.
12. Kündig, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. Hedwigia 1888, 1.
13. Kunze, Über eine anormale Eruchtbildung auf der Oberseite der Wedel von Farnen. Bot. Ztg. 1848, 687.
14. Luerssen, Filices Graeffeanae. 1874.
15. Prantl, Das System der Farne. Arbeiten a. d. bot. Garten zu Breslau 1892
16. Rees, Zur Entwicklungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. Jahrb. f. wiss. Bot., V, 217—236.
17. Schlumberger, Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen und ... Flora 1911, Bd. 102.

II. Zur Kenntnis der Gattung Lonchitis.

Wenn man die von Diels (Natürl. Pfl.-Fam. I, 4. pag. 295) in der Gattung Lonchitis vereinigten Formen ohne Rücksicht auf die Stellung ihrer Sori in anatomischer Hinsicht miteinander vergleicht, so ergibt sich, daß sie sich in zwei Gruppen bringen lassen, die sich in folgenden Punkten unterscheiden.

	Typus I	Typus II
1. Sporen	kugelig-tetraedrisch	bilateral.
2. Nervatur	nicht anastomosierend	meist nicht anastomosierend.
3. Haare	Zellreihen mit meist isodiametrischen Zellen mit dünnen Membranen	borstenförmig, aus langgestreckten Zellen mit verdickten Membranen.
4. Kristalle	fast in jeder Zelle reichlich vorhanden. In fast allen Zellen der oberseitigen Epidermis Raphidenbündel	fehlen.
5. Paraphysen in den Sori	vorhanden	(an Herbarmaterial) nicht festgestellt.

Die Stellung der Sori ist innerhalb der zur Gattung Lonchitis L. gestellten Formen großen Schwankungen unterworfen und hat daher als systematisches Merkmal nur bedingten Wert. Gemeinsam ist allen Formen nur, daß die Spitzen der Fiedern und Segmente von den Sori frei sind. Soweit das vorliegende Material einen Schluß zu ziehen gestattet, scheinen die Sori bei Typus II allgemein auf die eigentliche Bucht beschränkt zu sein. Ihre Indusien haben halbmond- bis nierenförmigen Umriß und schmiegen sich dem Rand der Bucht an. Anders bei Typus I. Hier kommt neben der halbmondförmigen auch noch eine andere Anordnung vor, indem die eigentlichen Buchtwinkel frei bleiben und die Sori auf die Seitenränder der Bucht beschränkt bleiben. Beide Fälle sind öfters auf demselben Wedel anzutreffen und die Untersuchung ergibt, daß die Halbmondstellung nur einen Übergang darstellt zwischen derjenigen Stellung, welche wir bei Pteris allgemein, bei Lonchitis nur gelegentlich antreffen und derjenigen, bei welcher die Buchtwinkel frei bleiben. Diese Umbildung geht in Abhängigkeit von der Blattgliederung vor sich, indem bei fortschreitender Verschmälerung der Segmentsbuchten der gerade, randständige Sorus zum halbmondförmigen, buchtständigen fortschreitet und dieser schließlich in zwei einander mehr oder weniger parallele Sori geteilt wird. Eine schematisierte Darstellung dieses Vorgangs zeigt Fig. 6. Geht die Gliederung des Blattes noch weiter, so verhält sich jetzt der gerade Teilsorus ebenso wie der ursprüngliche gerade Sorus: er nimmt Halbmondform an und teilt sich schließlich in zwei parallele, gerade Sori.

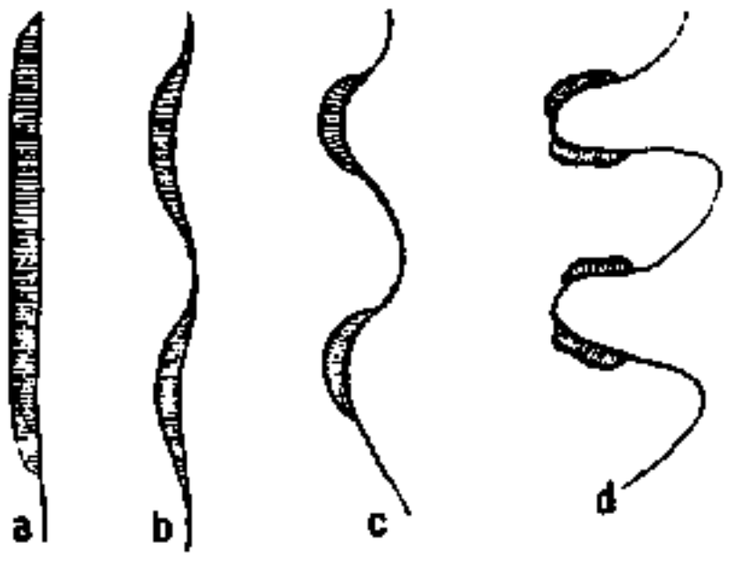


Fig. 6.

Diels teilt die Gattung Lonchitis nach der Stellung der Sori in drei Gruppen A, B und C ein. Es empfiehlt sich nach unserer Auffassung nicht, zwei anatomisch so verschiedene und wohl charakterisierte Typen nur auf Grund äußerer Merkmale in einer Gattung zu vereinigen. Die Typen sind vielmehr zu trennen, zumal auch die von Diels angewandten unterscheidenden Merkmale von relativem Wert sind und eine sichere Diagnose bei Bestimmungen nicht gestatten. Daß die Trennung notwendig ist, hatte bereits Hooker (spec. filic. II, 55) erkannt. Er entfernte unseren Typus I aus der Gattung und stellte ihn zu Pteris (Eupteris); während er den Typus II als Gattung Lonchitis beibehielt. Mettenius (Filic. hort. Bot. Lipsiensis, pag. 59) ging noch weiter. Er löste auf Grund der bei der Species L. glabra gefundenen Merkmale

die Gattung Lonchitis überhaupt auf und gliederte unseren Typus II seiner fünften Abteilung von Pteris ein, wohin u. a. Pteris aurita Bl. gehört. Pteris aurita ist synonym mit Histiopteris incisa Agardh, einem Genus, das Diels anläßlich seiner abweichenden Sporenform mit Recht von der Gattung Pteris schied. Typus II gehört also zu Histiopteris Agardh und ist mit diesem Genus in einer Gruppe der Histiopterides als besonderes Genus Lonchitis zu vereinigen. Typus I gehört zur Sektion Eupteris (Diels) und wäre in diese als besondere Gruppe „Laciniata" aufzunehmen. Die Arten des Genus Lonchitis sind in den Tropen von Afrika und Amerika heimisch. Die Arten der Laciniata-Gruppe sind nicht auf das tropische Amerika beschränkt,

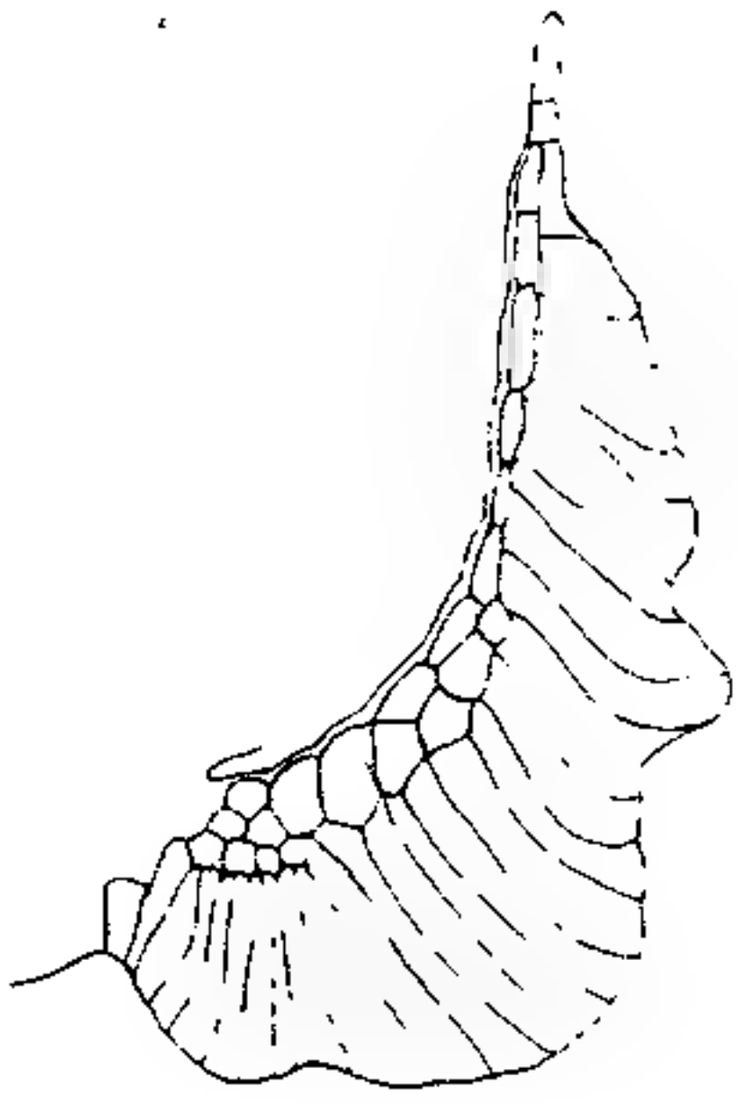


Fig. 7.

Fig. 8.

wie von Diels und Christ (l. c. pag. 173) angegeben wird. Aus dem Herbarmaterial des Münchener botanischen Instituts geht vielmehr hervor, daß Formen dieser Gruppe auch im Nyassa-Hochland und in Usambara verbreitet sind.

Anatomie. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal der beiden Typen liefert uns der Bau der Haare. Das Haar von Typus II ist starr und läuft häufig in eine gekrümmte Spitze aus. Die Wände der im Vergleich mit dem Pubescenshaar wenigen Zellen sind stark verdickt. Die Raphiden aus der oberseitigen Epidermis von Typus I sind eingebettet in eine Schleimmasse, die mit den gebräuchlichen Reagenzien leicht sichtbar gemacht werden kann. Die unterseitige Epidermis führt ebenfalls Kristalle von Kalziumoxalat in beträchtlichen Mengen. Diese haben eine andere Form. Fig. 7 stellt den Querschnitt durch ein Indusium dar. Die Zellen der Indusiumaußenseite sind zartwandig, weitlumig, die der Innenseite englumig, die Oberfläche der Innenseite ist stark verdickt. Bei eintretender Reife krümmt sich das Indusium nach außen, indem die weitlumigen Zellen infolge Wasserverlusts schrumpfen. Durch die Kohäsionsenergie wird die verdickte Wand der Innenseite

nach auswärts gebogen (Fig. 8). Die mit einem auffallend schwarzen Ring versehenen Sporangien platzen kurz nach der erfolgten Auswärtskrümmung des Indusiums.

Am Assimilationsgewebe beteiligt sich die chlorophyllreiche Epidermis der Oberseite durch trichterförmige Ausstülpung blindsackartiger Fortsätze nach dem Blattinnern. Bei tiefer Einstellung der oberseitigen Epidermiszellen mit dem Mikroskop treten die Ränder der Blindsäcke deutlich in Erscheinung. Die Chlorophyllkörner liegen den Wänden dieser Blindsäcke an, während der obere Teil der Zellen von ihnen frei bleibt. Der obere Teil ist schleimhaltig und enthält das Raphidenbündel. Die Kerne liegen meist an den Sackrändern. An Querschnitten sieht man sie zuweilen in den Sackmündungen hängen, dagegen sind sie in dem oberen, schleimhaltigen Teil nie anzutreffen. Der schleimhaltige Teil stellt ein Organ für Wasserspeicherung dar. Wird das Wasser entzogen, so verringert sich sein Volumen.

Zusammenfassung.

Die von Diels in der Gattung Lonchitis vereinigten Arten gehören zwei verschiedenen Typen an und sind voneinander zu trennen.

Die Arten des einen Typus (I) sind in einer Gruppe Laciniata Willd. zusammenzufassen und in die Sektion Eupteris Diels aufzunehmen Dazu gehören die Arten:

Pteris laciniata Willd.	Amerika
Pteris Ghiesbreghtii Linden	„
Pteris occidentalis (Bak.)	Afrika
Pteris Friesii (Brause)	„

Der andere Typus (II) ist als Gattung Lonchitis mit der Gattung Histiopteris Agardh in der Sektion der Histiopterideae zusammenzufassen. Die Gattung Lonchitis umfaßt die Arten:

Lonchitis aurita L.	Amerika
L. Currori (Hk.) Mett.	Afrika
L. glabra, Bory	„
L. madagascariensis Hk.	„
L. polypus Bak.	„
L. pubescens Willd.	„

Literatur.

1. Christ, Die Farnkräuter der Erde. 1897.
2. Diels, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien I, 4.
3. Hooker, Species Filicum, 1860, Bd. III.
4. Linné, Species plantarum, Bd. V, 1810.
5. Mettenius, Filices Horti Botanici Lipsiensis 1856.

III. Experimentell-morphologische Untersuchungen an Farnen.

Die vorliegende Arbeit versucht, auf den von Goebel (1907, pag. 115; 1908, pag. 196ff.; 1913, pag. 422ff.) und Woronin (Flora, Bd. XCVIII) an Primärblättern und Prothallien von Farnen gewonnenen Ergebnissen weiterzubauen. Danach ist es bekannt, daß Primärblätter verschiedener Farnspezies mit einem umfangreichen Regenerationsvermögen ausgestattet sind. Die dabei entstehenden Neubildungen können verschieden ausfallen: sie können Prothallien gleichen, sie können Adventivsprosse darstellen oder Übergangsbildungen, Mittelformen zwischen Blatt und Prothallium.

Es erhebt sich die Frage, von welchen Bedingungen der Ausfall der Regenerate jeweils abhängig sei. Die Beantwortung dieser Frage könnte u. a. ein Licht werfen auf unsere Auffasung vom Generationswechsel (vgl. Goebel 1913, pag. 423).

In den vorliegenden Untersuchungen wurde das Verhalten sowohl von Primärblättern, die an der Pflanze belassen wurden, wie auch von abgetrennten festgestellt. Dabei wurde die Erfahrung bestätigt, daß die Fähigkeit der Neubildung nicht allen Farnen gleichmäßig zukommt: die Versuche, die an Primärblättern von Adiantum-Arten unternommen wurden, sind stets ergebuislos geblieben. In den Kreis der Beobachtung wurden außerdem gezogen interessante Vorgänge, die an einer Prothallienkultur von Polypodium vulgare, var. elegantissimum beobachtet wurden.

Die untersuchten Arten sollen nun der Reihe nach abgehandelt werden. Vorher möchte ich aber nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, daß die hier veröffentlichten Untersuchungen infolge des Kriegsausbruchs vorzeitig abgebrochen werden mußten und deshalb in keiner Weise zum Abschluß gelangt sind. Da dem Verfasser jedoch eine Fortführung der Untersuchungen in absehbarer Zeit nicht möglich ist, dürfte sich die Mitteilung der vorläufigen Ergebnisse rechtfertigen lassen.

Platycerium alcicorne.

Versuche an abgetrennten Primärblättern.

1. Versuchsanordnung: Abgetrennte Primärblätter wurden auf Erde ausgelegt in Töpfen, die mit Glasplatten bedeckt waren und dann verschieden starker Beleuchtung ausgesetzt.

Ergebnis: Bei schwächerem Licht ist eine vorwiegende Neigung zur Prothallienbildung festzustellen, während bei zunehmender Licht-

intensität die Regenerate in steigender Zahl Blattcharakter haben. Dies ist aus folgender Tabelle I ersichtlich.

1. Abgetrennte Primärblätter am 15. Mai 1914 auf Erde ausgelegt, untersucht am 1. Juli 1914.

Charakter der Neubildung.

Beleuchtung	Einschichtige Prothallien	Mittelbildungen	Blätter	Ohne Neubildung oder abgestorben	Anzahl der ausgelegten Blätter
Sehr abgeschwächtes Licht	6	2	—	20	28
Mittleres Licht .	3	1	3	23	30
Helles Licht . . .	3	1	13	5	27

2. Versuchsanordnung: Auf dem Boden von Esmarch-Schalen wurde Filtrierpapier ausgelegt und mit destilliertem Wasser getränkt. In den Schalen wurden die 1. Primärblätter ausgelegt und wieder drei verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt. Beginn des Versuchs am 15. Mai 1914. Da das Wasser in den Schalen naturgemäß verdunstete, mußte von Zeit zu Zeit Wasser nachgegeben werden. Dabei ließ es sich bei den dem hellen Licht ausgesetzten Schalen nicht vermeiden, daß das Papier zuweilen fast austrocknete.

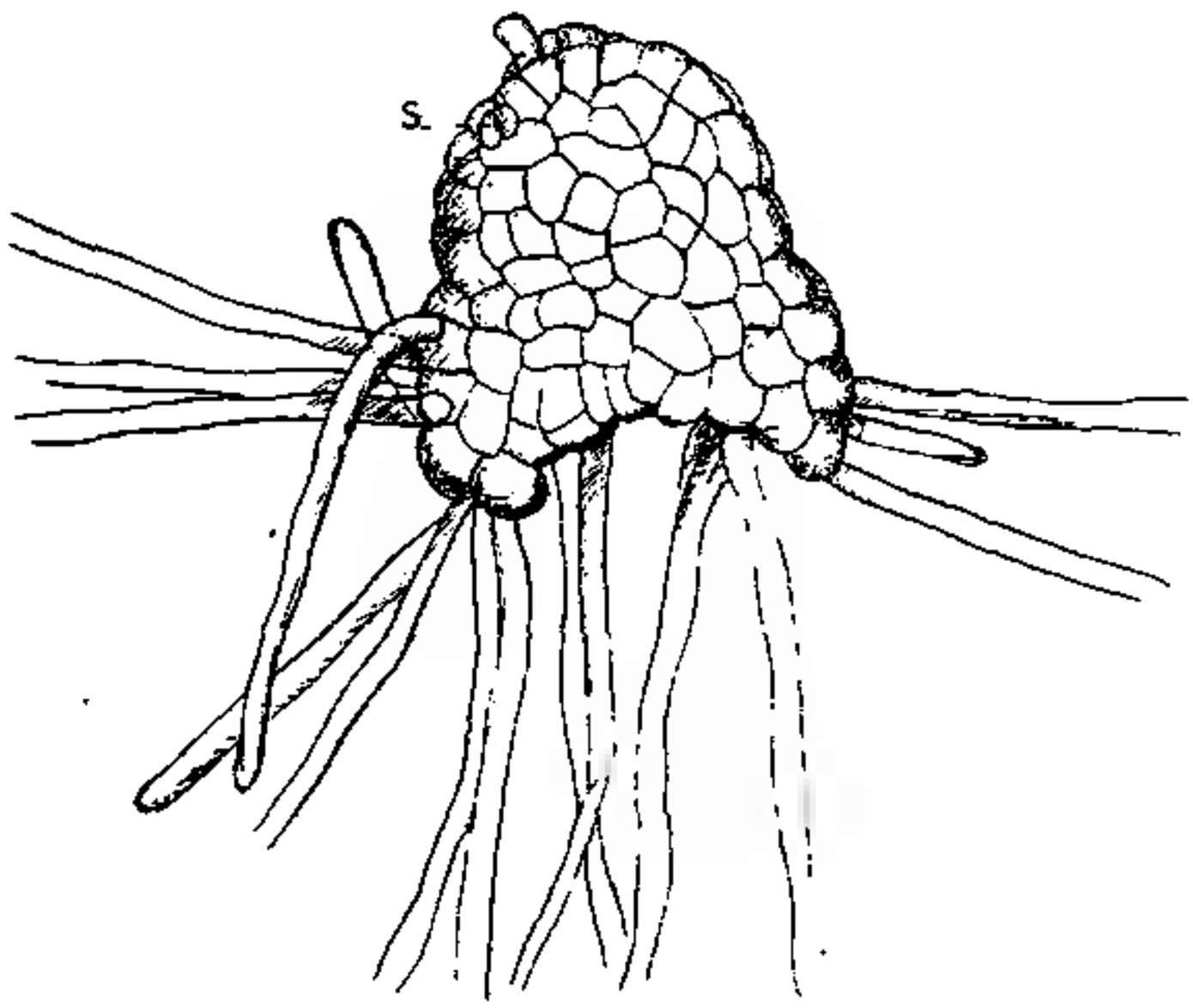


Fig. 9.

Ergebnis am 1. Aug. 1914: Bei sehr heller Beleuchtung und wohl auch unter dem Einfluß größerer Trockenheit können Regenerate von eigenartigem Aussehen entstehen, die sich in zwei Gruppen bringen lassen.

1. Gruppe (Fig. 9). Die Regenerate haben weder ausgesprochenen Prothallium- noch Blattcharakter; sie sind eigentümliche, knopfige Zellkomplexe aus meristematischem Gewebe, häufig mit Rhizoiden und Spaltöffnungen; an einem Blatt fanden sich sechs derartige Gebilde. Sie entstehen von der Blattfläche aus einer einzigen Epidermiszelle, lassen sich daher leicht ablösen. Ihre Bildung erfolgt vorzugsweise

auf der dem Substrat zugekehrten Seite. — Man kann diese Knöllchen vergleichen mit den von Goebel (Organographie, 1. Aufl., pag. 426) an den Prothallien von Anogramme chaerophylla und den von Heilbronn (1910) an Prothallien von Cystopteris fragilis beschriebenen Bildungen, die als Einrichtungen zum Überstehen von Trockenperioden gedeutet werden. Versuche mit isolierten Knöllchen sind nicht zum Abschluß gelangt.

2. Gruppe (Fig. 10). An der Blattspitze, und zwar nur auf der dem Substrat zugewandten Seite entstehen Neubildungen, bestehend aus undifferenziertem, meristematischem Gewebe.

Man wird nicht fehlgehen, wenn man die Verschiedenheiten des Orts der Neubildung — ob auf der Blattfläche oder an der Blattspitze — darauf zurückführt, daß die Blätter im ersteren Fall ausgewachsen waren, im letzteren ihr Spitzenwachstum noch nicht abgeschlossen hatten. Das Regenerat entstand bei nicht ausgewachsenen Blättern an der Spitze, wohin die Nährstoffe strömten.

Fig. 10.

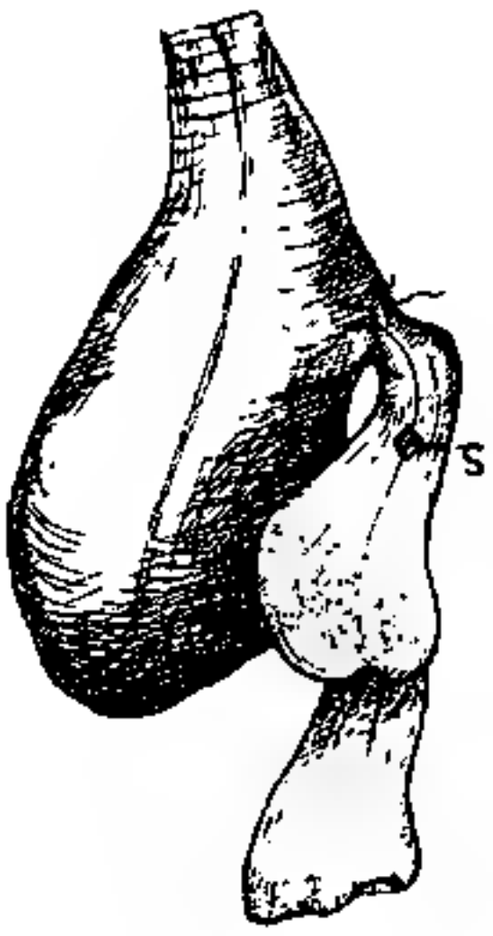


Fig. 11.

Von den in mittlerem und abgeschwächtem Licht entstandenen Neubildungen seien folgende Beispiele beschrieben: An einem am Primärblattrand entstandenen blattartigen Auswuchs, der Rhizoiden trägt, hat sich ein einschichtiges Prothallium gebildet. — Die Blattspitze ist zu einem Blatt ohne Leitbündel ausgewachsen. — Auch ein Prothallium hat sich aus der Blattspitze gebildet. Das Primärblatt ist als einschichtiges Prothallium weitergewachsen.

Fig. 11. Am Rande haben sich zwei Blätter gebildet, von denen das untere eine Stammknospe trägt. An seiner Ansatzstelle Rhizoiden.

Die folgende Tabelle II gibt einen Überblick über den Ausfall der Regenerate:

Abgetrennte erste Primärblätter auf Filtrierpapier, mit destilliertem Wasser getränkt, ausgelegt am 15. Mai 1914.

Ergebnis am 1. Juli 1914:

Beleuchtung	Einschichtige Prothallien	Mittelbildungen	Blätter	Höcker an der Spitze	Knöllchen an der Blattfläche	Ohne Neubildung	Ausgelegte Blätter
Sehr abgeschwächtes Licht	2	2	2	—	—	39	45
Mittleres Licht	2	4	7	4	5	8	30
Helles Licht	1 (an d. Spitze)	3	4	15	6	13	42

Bei Vergleich der Tabellen I und II fällt auf, daß bei Kultur auf salzfreiem Substrat auch bei geringer Lichtintensität Regenerate mit Blattcharakter auftreten. Bei mittlerem Licht und in salzfreier Kultur haben unter der gleichen Anzahl (30) von untersuchten Blättern sogar sieben blattartige Bildungen regeneriert gegenüber von drei in salzhaltiger Kultur. Diese Erscheinung in Verbindung mit dem Ergebnis des in Tabelle I dargestellten Versuchs würde die Annahme stützen, daß das Konzentrationsverhältnis von CO_2-Assimilaten zu Salzen für den Ausfall des Regenerats bestimmend sei und daß eine Anhäufung von CO_2-Assimilaten die Entstehung blattartiger Neubildungen begünstige.

Wie schon bemerkt wurde, war der Ort der Neubildung verschieden, was, wie vermutet werden darf, von dem Entwicklungsstadium des Blattes abhängt. Daß nicht alle Regenerate unter gleichen äußeren Bedingungen auch nach derselben Richtung sich entwickeln, liegt an dem Umstand, daß auch der Grad der Entwicklung, indem das Primärblatt im Zeitpunkt der Abtrennung von der Keimpflanze sich befindet, von mitbestimmendem Einfluß sein dürfte. Blätter, deren Spitzenwachstum noch nicht abgeschlossen ist, wachsen an der Spitze weiter. Bei jungen Blättern, die noch Spitzenwachstum hatten, entwickelte sich nie ein Regenerat an der Blattbasis.

Weitere Versuche:

15. Juni 1914. Ausgewachsene erste Blätter abgetrennt in Knop-Lösung 1,62 ‰ gebracht und hell gehalten. Ergebnis am 23. Juli 1914: Die Neubildung besteht aus 1—2 Blättern mit Stammhöckern darauf. Aber nie entwickelte sich die Neubildung an der Blattspitze. Häufig kam es zur Bildung stark reduzierter Blätter, und zwar dann, wenn nur eine einzige Epidermiszelle zur Teilung geschritten war und so die Anlage des Blatts gebildet hatte.

16. Juni 1914. Junge erste Blätter mit Spitzenwachstum unter denselben Bedingungen wie vorhergehend. Ergebnis am 23. Juli 1914:

Die Blätter sind alle an der Spitze weiter gewachsen oder haben auf der Blattoberfläche Blätter regeneriert.

Neubildung an einer primären Wurzel: Eine von der Keimpflanze abgetrennte Wurzel, deren Spitze ebenfalls abgetrennt war, bildete in der Nähe der spitzenwärts gelegenen Wundfläche ein Prothallium. Außerdem hat eine an derselben Wunde gelegene Epidermiszelle Chlorophyll gebildet. Es geht daraus hervor, daß auch in den Zellen der Wurzel noch die Fähigkeit schlummert, Prothallien zu bilden und damit auch die Potenz, die ganze Pflanze zu regenerieren. Dabei ist nicht aufgeklärt, ob der Wundreiz als solcher die Aktivierung dieser Fähigkeit auslöst oder ob noch andere Einflüsse mitwirken.

Polypodium vulgare, var. elegantissimum.

Von dieser Form stand mir eine Prothallienkultur zur Verfügung, die auf Erde in einen irdenen Topf ausgesät und mit einer Glasplatte zugedeckt war. Leider wurde die wertvolle Kultur durch Infektion mit Completoria complens während der Untersuchung fast restlos vernichtet. Die Untersuchung der Prothallien ergab folgendes: die Aussaat war äußerst dicht gewesen. Die Prothallien blieben meist außerordentlich klein und schritten sehr früh zur Bildung eines zylindrischen Fortsatzes. Die Fortsätze, verkümmerte Blätter, glichen den von Woronin und Schlumberger an anderen apogamen Farnen beschriebenen. An Stelle des Fortsatzes, der im Inneren häufig einen Strang langgestreckter Zellen mit trübem Inhalt aufwies, entwickelte sich häufig auch ein weiteres Prothallium. Die Auswüchse konnten aus dem apikalen Meristem oder an irgendeiner anderen Stelle des Prothalliumrandes entstehen. Gametangien fand ich damals nirgends. Später nach Übertragung der Kultur in ein anderes Gewächshaus veränderte sich ihr Aussehen in Kürze bedeutend. Es kam zur Bildung von ganz normal aussehenden, kräftig entwickelten Prothallien von erheblicher Größe, die reichlich Antheridien und Archegonien trugen. In mehreren Fällen ließ sich nachweisen, daß ein derartiges Prothallium aus einem ersten, kleinen sekundär entstanden war. An den großen Prothallien konnte auf der Unterseite eine normal aussehende Keimpflanze sich entwickeln. Die Entwicklungsvorgänge lassen sich im übrigen folgendermaßen beschreiben: Aus den Sporen können sich zweierlei Prothallien entwickeln, sterile und fertile. Die Entscheidung hängt von äußeren Bedingungen ab. Übergänge kommen vor. Die extremen, häufigeren Fälle zeigen folgende Eigenschaften:

1. Die sterilen Prothallien bleiben klein, bilden einen zylindrischen Fortsatz mit Blattcharakter, auf dem sich eine Knospe bildet, aus der sich eine Keimpflanze entwickelt.

2. Die fertilen Prothallien werden groß, herzförmig, tragen reichlich Antheridien und Archegonien. Die Keimpflanze entsteht auf der Unterseite aus dem Archegonium. Da die Chromosomenverhältnisse nicht geprüft wurden, konnte der Entwicklungsgang nicht aufgeklärt werden. Nach den bis jetzt an anderen Formen bekannten Tatsachen wären zwei Möglichkeiten denkbar; entweder die an den fertilen, diploiden Prothallien angelegten Keimpflanzen entstehen aus der unbefruchteten Eizelle oder die Verhältnisse liegen wie bei Nephrodium molle (s. Vamanouchi, 1908). d. h. es ist sowohl typische Sexualität mit normalem Generationswechsel vorhanden, wobei der Gametophyt haploid, der Sporophyt diploid ist als auch Apogamie, wobei Prothallium und Sporophyt beide haploid sind. Ein ähnlicher Fall liegt wohl auch bei den von Heim untersuchten Doodya caudata und D. aspera vor: „Die D. caudata erscheint uns demnach als Pflanze, welche sich auf sexuellem und apogamem Wege fortpflanzt."

Versuche: Wurden kleine, sterile Prothallien in Knop'sche Nährlösung gebracht und untergetaucht ziemlich hell kultiviert, so wuchsen sie als bandförmig gestaltete Zellflächen, die zahlreiche Rhizoiden trugen, monatelang weiter. Am 19. Nov. 1913 in Knop gebracht, waren sie am Tage der Untersuchung, 24. Juli 1914, noch üppig im Wachsen.

Versuche an Primärblättern: Abgeschnittene Primärblätter, die auf Erde ausgelegt und teils in abgeschwächtem, teils in hellem Licht kultiviert wurden, bildeten in zahlreichen Fällen Regenerate mit Prothallium- oder Blattcharakter, ohne daß sich mit Sicherheit ein Einfluß der Beleuchtungsintensität auf den Ausfall der Regenerate nachweisen ließ. Letztere wuchsen aus der Blattfläche heraus; die Region in der Nähe der Leitbündel war bevorzugt.

Versuche an Prothallien: Prothallien mit zylindrischem Fortsatz am 5. Nov. 1913 ausgelegt:

A. Lehm:
   1. hell: Bis auf Reste alles abgestorben,
   2. in abgeschwächtem Licht: nach 14 Tagen hatten sich am Fortsatz Adventivsprosse gebildet.

B. Destilliertes Wasser (auf Filtrierpapier.):
   1. hell: Die Mehrzahl abgestorben. Bei wenigen bleibt das meristematische Gewebe am Leben;

2. in abgeschwächtem Licht: Bleiben am Leben. An einigen Fortsätzen bilden sich Adventivsprosse wie bei denen auf Lehm.

Junge Prothallien ohne zylindrischen Fortsatz ausgelegt und nach 18 Tagen untersucht.

1. In Knop untergetaucht: Wachsen prothalloid weiter; in einigen Fällen leichte Blattähnlichkeit (Haare!), im übrigen starkes Flächenwachstum.

2. In Lösung ohne P (nach Detmer), untergetaucht: die Prothallien gehen teils zugrunde, teils wachsen sie fadenförmig weiter. Die fadenförmige Bildung gleicht häufig dem aus der keimenden Spore in Knop-Lösung untergetaucht gebildeten Prothallium.

Prothallien, die an der Spitze einen kleinen, noch undifferenzierten Fortsatz angelegt hatten, wurden unter verschiedenen Bedingungen weiter kultiviert.

Am 15. Nov. 1913.

1. In Knop-Nährlösung,
2. in P-freier Nährlösung (Detmer).
3. in Regenwasser.

Am 27. Nov. 1913 folgendes Ergebnis:

Zu 1. 62,5% der Prothallien bilden Stammknospen oder Auswüchse mit Blattcharakter.

Zu 2. nur 20,5%.

Zu 3. nur 26%.

Prothalloide Neubildungen dagegen entstanden bei 1. an 4,5%, bei 2. an 17,2%, bei 3. an 8,3%.

Daraus geht hervor, daß zur Bildung des Blattes eine größere P-Zufuhr erforderlich ist als für die Bildung des Prothalliums und daß in einer an Salzen reicheren Nahrung (wenn auch ohne P) die prothalloide Entwicklung anhält, bis das Phosphorminimum erreicht ist; m. a. W.: das Blatt hat ein höheres Phosphorminimum als das Prothallium.

Notochlaena sinuata.

Die Entwicklung der Prothallien von Notochlaena sinuata und ihrer apogam entstehenden Keimpflanzen ist von Woronin ausführlich beschrieben worden.

Versuche an abgetrennten Primärblättern.

1. Auf Erde ausgelegt:

a) in hellem Licht . . . . . } viele zeigen Prothallien-
b) in abgeschwächtem Licht . . } bildung am oberen Blatt-
c) in stark abgeschwächtem Licht } rand schon nach 8 Tagen.

Ein Einfluß der Lichtintensität auf die Gestaltung des Regenerats war nicht nachzuweisen.

2. a) Mit dem Stiel in Erde gesteckt: Nur wenige Blätter regenerieren Prothallien am Blattrand.

b) Die Spreite in Berührung mit der Erde ausgelegt: Fast alle Blätter regenerieren Prothallien. Anders aussehende Regenerate bilden sich nicht. Der Unterschied im Verhalten von a und b dürfte in der Verschiedenheit der Feuchtigkeitsverhältnisse zu suchen sein.

3. 14. Mai 1914. Auf Filtrierpapier, das mit destilliertem Wasser getränkt wurde, ausgelegt:

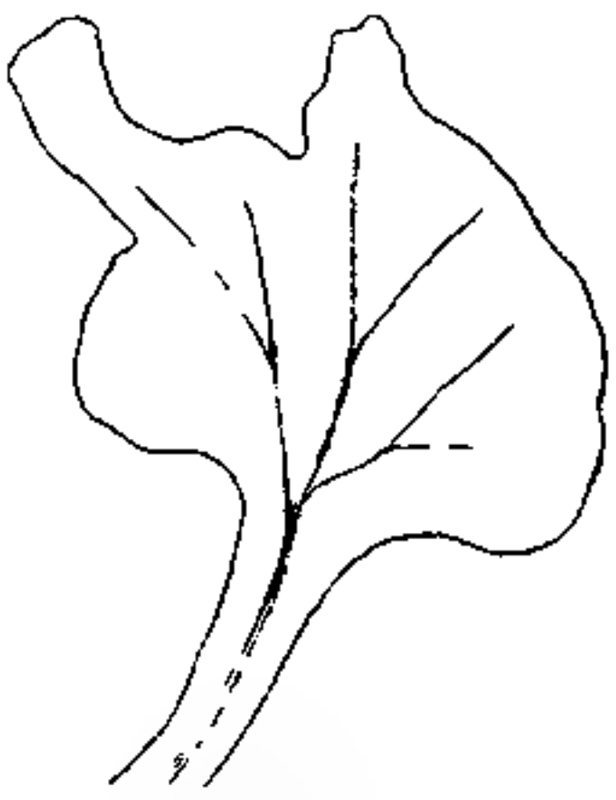


Fig. 12.

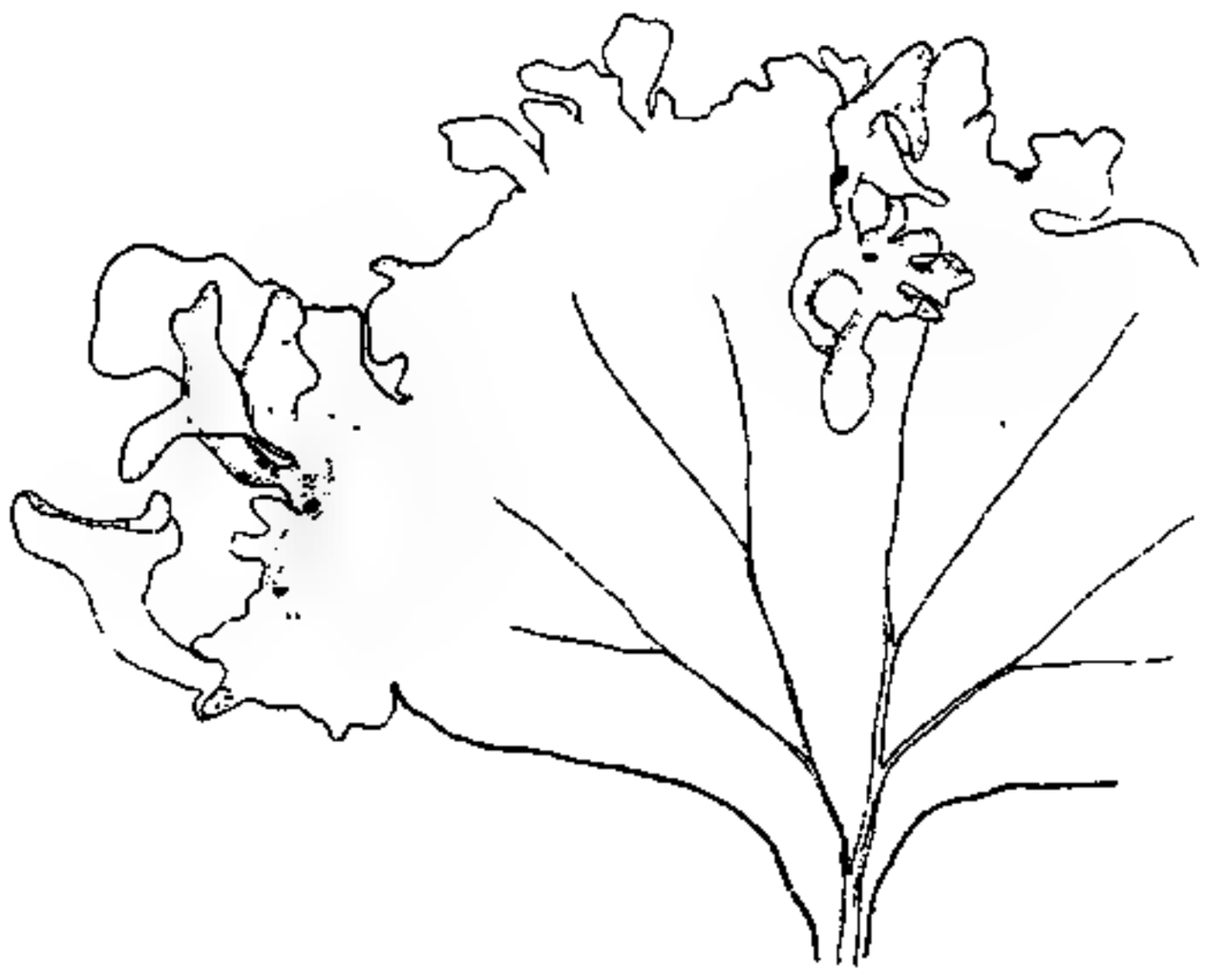


Fig. 13.

a) In hellem Licht. In der Mehrzahl der Fälle eigentümliches Fortwachsen des Blattrandes in Verlängerung der Gefäßbündel. Das Regenerat hat Blattcharakter (Fig. 12) andere Exemplare regenerieren nicht oder die Regenerate haben das Aussehen von Prothallien.

b) In abgeschwächtem Licht Verhalten wie bei a. Es liegt nahe, die bei den Versuchen 1 und 3 aufgetretenen Verschiedenheiten auf den verschiedenen Salzgehalt der Substrate zurückzuführen. Da aber der Versuch 1 mehrere Wochen vor Versuch 3 angestellt wurde, könnte auch der Umstand von Einfluß sein, daß die unter günstigeren Beleuchtungsverhältnissen (im Mai) entstandenen Primärblätter, die zu Versuch 3 verwendet wurden, andere innere Bedingungen mitbrachten. Man könnte dabei an eine Anhäufung von CO_2-Assimilaten denken.

4. Diejenigen Blätter, die bei Versuch 3 unter a kein Regenerat gebildet hatten (sie hatten eine sehr helle, weißlich-grüne Farbe, ganz anders als die auf Erde ausgelegten, die ihre Farbe behielten), werden auf Erde ausgelegt. Starben ab 15. Juli 1914. Die Blätter waren mit Assimilaten angefüllt. Vielleicht wirkte diese Anhäufung entwicklungshemmend.

5. Auf Erde, in mittlerem Licht: Prothalloide Auswüchse am Blattrand. Die Prothallien tragen abnorm gestaltete Archegonien und normale und abnorm gestaltete Antheridien, die lebende Spermatozoiden bilden können (Fig. 13). Die Archegonien entstehen hart an der Ursprungsstelle der Auswüchse, während die Antheridien sich etwas weiter erstrecken.

6. Abgetrennte Primärblätter:

a) Schwimmend auf Knop. Sofort üppige Prothallienbildung. Ansatzstelle der Prothallien breit. Keine Geschlechtsorgane.

b) Auf Erde ausgelegt: Schwächere, mehr zerteilte Prothallien mit Antheridien. Ansatzstelle der Prothallien schmal.

Die Regenerate von a und b wurden verglichen hinsichtlich der Breite der Ansatzstelle der Prothallien vom Blattrand. Ergebnis bei a von acht Blättern: Länge des freien Blattrandes verhält sich zur Breite der Ansatzstelle wie 100 : 55. Ergebnis bei b von acht Blättern wie 100 zu 26. Es fällt auf, daß mit der Förderung des Wachstums eine Hemmung der Antheridienbildung verbunden ist. Die an den Prothallien auftretenden Antheridien konnten normalen Bau aufweisen. Von besonderem Interesse war ein Regenerat, in welches sich langgestreckte Leitungszellen aus dem Primärblatt erstreckten. Von den drei darauf entstandenen, flächenständigen Gebilden war nur das dem Blattrand zunächst gelegene ein normales Antheridium. Das zweite war ein Antheridium mit abnormem Bau, das dritte wuchs in eine Zellfläche aus. Es hatte am Grund eine Höhlung, die nach außen offenstand.

7. Abgetrennte Primärblätter:

a) Schwimmend in Knop (1,62 ‰). Zeigen richtige Prothallienbildung (s. 6).

b) Auf Filtrierpapier (dest. Wasser) und in sehr abgeschwächtem Licht, teilweise mit Zucker ernährt: Die Blätter sind voll von Assimilaten und verhalten sich ähnlich wie die in Versuch 4 beschriebenen. Es fehlt offenbar an Salzen.

8. Abgetrennte Primärblätter:

a) Auf Erde ausgelegte (Mischung von Moor- und Heideerde). Sämtliche Auswüchse haben prothalloiden Charakter.

b) Auf Filtrierpapier mit dest. Wasser: Die Auswüchse haben Blattcharakter oder zeigen alle Übergänge zu prothalloider Gestaltung.

Es sei noch hervorgehoben, daß bei Notochlaena sinuata Neubildungen nur als Auswüchse des Blattrandes beobachtet wurden, nie auf der Fläche oder an der Basis.

Versuche an jungen apogam entstandenen Pflanzen.

1. An jungen Pflanzen, die ein Primärblatt angelegt hatten (vgl. Woronin, l. c.) wurden Prothallien und Sproßvegetationspunkt und, wenn vorhanden, Sproßvegetationspunkt auf dem zweiten Primärblatt eingegipst. Ergebnis: Anlage eines neuen Vegetationspunktes vom Blattstiel unmittelbar an der Gipsfläche.

2. An jungen, mit dem Prothallium noch verbundenen Pflanzen, deren Primärblatt eine Stammknospe angelegt hatte, wurde die Stamm-

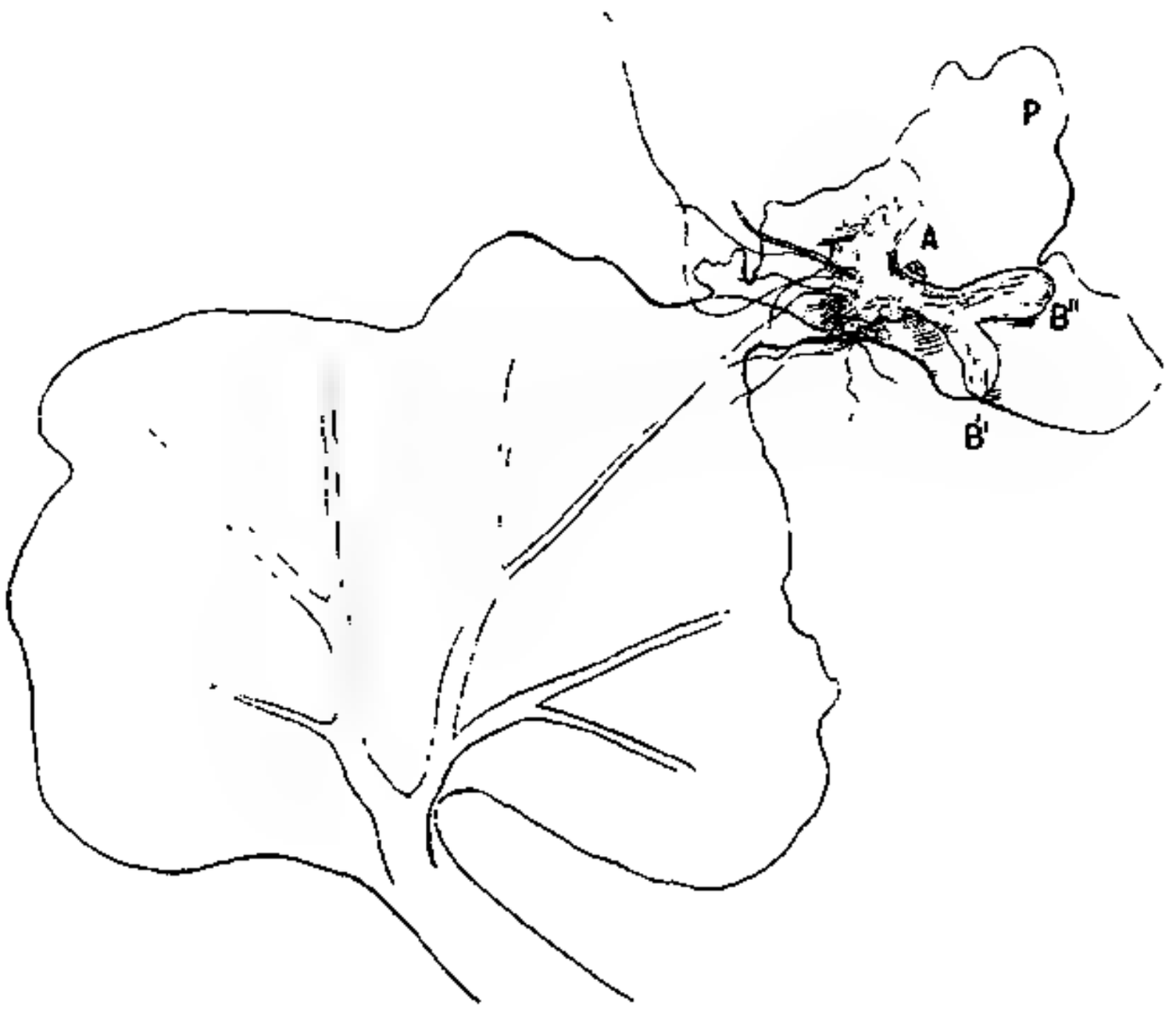


Fig. 14.

knospe abgetrennt. Ergebnis: Der Mittellappen des Prothalliums wächst zu einem mehr oder weniger typischen Blatt aus, vorausgesetzt, daß seine Entwicklung nicht nach Anlage eines neuen Sproßvegetationspunktes am Blatt gehemmt wird. Es besteht demnach eine Korrelation zwischen dem Vegetationspunkt des Sprosses und dem des Prothalliums.

3. Junge Pflanzen mit einem Primärblatt, das an seiner Basis eine Stammknospe adventiv angelegt hatte, werden vom 15. Mai 1914 einschließlich dieser Knospe so eingegipst, daß nur noch das Primär-

blatt freiliegt. Ergebnis am 25. Juni 1914: Bei einer Pflanze hat sich am Stiel des Primärblattes oberhalb der eingegipsten ersten Adventivknospe auf derselben Seite eine zweite Knospe gebildet und ist zur Pflanze mit zwei langstieligen Blättern herangewachsen. Der Gips wurde durch das Wachstum gesprengt und die alte Knospe bildete zwei stark reduzierte Blätter ohne Spaltöffnungen aus.

Ein besonders anschauliches Beispiel des Schwankens zwischen prothalloidem und blattartigem Charakter zeigt Fig. 14. In der Verlängerung eines Gefäßbündels ist der Rand des abgetrennten Primärblattes in ein Prothallium ausgewachsen. Auf diesem ist apogam eine junge Pflanze mit zwei stark reduzierten Blättern entstanden, die Rhizoiden und ein Antheridium trägt.

Von dem Primärblatt einer Keimpflanze, die noch in Verbindung mit dem Prothallium stand, wurde die adventiv entstandene Stammknospe abgelöst. Dies hatte zur Folge, daß der Mittellappen des Prothalliums zu einem keulenförmigen, rhizoidenführenden, verkümmerten Blatt auswuchs.

Platycerium grande.

Die Primärblätter haben die Fähigkeit, Blätter zu regenerieren. Unter günstigen Ernährungsbedingungen bildet sich am ersten oder zweiten der regenerierten Blätter eine Stammknopse. Die Entstehung eines Regenerats mit Prothalliumcharakter unmittelbar am Primärblatt wurde in keinem Fall beobachtet. Auffallend war die Bildung einer großen Zahl von abnorm langen Rhizoiden, wie sie in diesem Maße bei keinem anderen der untersuchten Farne am Primärblatt auftrat. Die Rhizoiden entstanden überwiegend in der basalen Blattregion. — Durch besondere Maßnahmen gelang es, die Entwicklung stark reduzierter Blätter mit teilweiser Prothalliumähnlichkeit zu erzielen. Ein Fall sei beschrieben: Ein auf Lehm ausgelegtes, abgetrenntes Primärblatt regenerierte nacheinander zwei Blätter I und II. In diesem Zustand wurde es in Knop-Lösung gebracht, wo es untersank. Dabei hatten die Blätter I und II an der Spitze noch meristematische Zellen und waren noch nicht ausgewachsen. Nach einiger Zeit hat sich ein neues Blatt III gebildet und Blatt I ist an der Spitze in einen einschichtigen Fortsatz mit Rhizoid ausgewachsen.

Platycerium Hillii.

Auf der Fläche eines Primärblattes entstand ein prothalliumähnliches Gebilde. Das abgetrennte Primärblatt war in Knop-Lösung ein-

getaucht worden. Das Regenerat stellt eine einfache Zellfläche mit einer einzigen Ursprungszelle vor.

Ceratopteris thalictroides.

A. Versuche an Primärblättern, die noch keine Adventivknospe gebildet hatten: Abgetrennte Primärblätter bleiben nur in hellem Licht am Leben und sind dann regenerationsfähig. Bei schwächerer Beleuchtung gehen sie rasch zu Grunde. Primärblätter, die auf eine Mischung von Moor- und Heideerde ausgelegt wurden, regenerierten Prothallien mit Antheridien. Letztere enthalten lebensfähige Spermatozoiden. Archegonien treten nicht auf. Bei Auslegen der Blätter auf Fließpapier, das mit destilliertem Wasser befeuchtet war, starben sie ohne Neubildung ab.

B. Primärblätter mit normal angelegter Adventivknospe auf Filtrierpapier mit destilliertem Wasser ausgelegt und zwar a) in hellem, b) in abgeschwächtem Licht. Nach einen Monat haben sich bei a) und b) aus den Knospen 2—3 Blätter entwickelt. Außerdem bei a) Wurzeln, bei b) dagegen keine (bei je 30 untersuchten Knospen). Daß in abgeschwächtem Licht keine Wurzeln gebildet wurden, ist wohl auf den Mangel an Assimilaten zurückzuführen. Wichtig ist jedenfalls die Tatsache, daß die Assimilate in erster Linien für die Blatt- und erst in zweiter Linie für die Wurzelbildung verwendet wurden. (Man könnte das als Anpassung auffassen und sagen, daß es für die junge Pflanze, die ja auf sumpfigen Äckern wächst, in erster Linie vom Vorteil sei, wenn sie sich zuerst in bezug auf Beschaffung von Assimilaten selbstständig mache, also Blätter ausbilde, da die Versorgung mit Wasser und Salzen auf dem feuchten Substrat sichergestellt sei.

C. Die Größenverhältnisse der Zellen, Antheridien, Spermatozoiden von apospor entstandenen Prothallien wurden mit denen „normaler" Prothallien verglichen. Es ließ sich kein Unterschied feststellen. Zu demselben Ergebnis kam die Untersuchung von Osmunda regalis (s. u.). Die Chromosomenverhältnisse bei Ceratopteris thalictroides und Osmunda regalis sind noch nicht bekannt. Es wäre in Analogie mit den an andern Farnen gemachten Beobachtungen jedenfalls denkbar, daß der ganze Entwicklungsgang haploid oder diploid verläuft. Daß diese Vermutung eine gewisse Berechtigung hat, geht aus einer Angabe Leitgebs hervor, der bei beiden Formen gelegentlich Apogamie festgestellt hat. Es wäre also möglich, daß sich die Kerne der oben verglichenen Zellen usw. hinsichtlich ihrer Chromosomenzahl gar nicht unterschieden.

D. Adventivknospen, die bekanntlich auf jedem Blatt entstehen, wurden abgetrennt und auf Filtrierpapier mit destilliertem Wasser aus-

gelegt, a) in hellem, b) in abgeschwächtem Licht. Aus den Knospen entwickelten sich Blätter. Diese waren sehr stark reduziert, einschichtig; davon eines ohne Spaltöffnungen und Gefäßbündel. Eine Beeinflussung durch die Lichtintensität war nicht nachzuweisen.

Osmunda regalis.

Primärblätter wurden teils auf Erde, teils auf angefeuchtetes Filtrierpapier ausgelegt. Nur ein Blatt regenerierte. Die Neubildungen waren Prothallien mit normalen Antheridien auf der Ober- und Unterseite. Die Zellen, Antheridien, Spermatozoiden der normalen Prothallien wurden mit denen der apospor entstandenen hinsichtlich ihrer Größe verglichen. Es ergab sich kein Unterschied. Durchschnittlich waren sie von gleicher Größe. Vgl. hierüber das oben für Ceratopteris thalictroides Angeführte.

Athyrium filix femina, var. clarissima.

Abgetrennte Primärblätter auf Fließpapier ausgelegt. Ergebnis: Der Blattrand wächst unregelmäßig einschichtig weiter. — Keimpflanzen. Durch Abtrennen der Primärblätter und Kultur auf feuchtem Fließpapier in abgeschwächtem Licht gelang es, die Entwicklung stark reduzierter Blätter aus der Stammknospe zu veranlassen. Untertauchen unter Wasser hatte dieselbe Wirkung.

Scolopendrium vulgare var. marginatum.

An einer Keimpflanze wurde die Stammknospe und das Primärblatt abgetrennt. Oberhalb der Wurzel bildete sich adventiv ein Prothallium.

Zusammenfassung.

In mehreren Fällen gelang der Nachweis, daß die Entscheidung darüber, ob sporophytische oder gametophytische Charaktere zur Ausbildung gelangen, abhängt von den äußeren Bedingungen, denen die Pflanze während des Versuchs oder schon vorher ausgesetzt war.

Literatur.

1. Bally, Walter, Über Adventivknospen und verwandte Bildungen auf Primärblättern von Farnen. Flora, Bd. 99, 301.
2. Bower, F. O., On apospory and allied phenomena. Trans. Lin. Soc„ new ser., Vol. II, 1887.
3. Farmer and Digby, Stud. in apospory and apogamy in ferns. Ann. of Bot., Vol. XXI, No. LXXXII, 1907.
4. Ford, The anatomy of Ceratopteris thalictroides. Ann. of Bot. 1902.

5. Georgewitsch, Peter, Aposporie und Apogamie bei Trichomanes Kaulfussii Hook. et Grev. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, 155.
6. Goebel, Experimentell-morpholog. Mitteil. Sitzungsber. d. K. Bayer. Akad. d. Wiss. 1907, pag. 115.
7. Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
8. Ders., Organographie. 1913.
9. Heilbronn, A., Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora 1910.
10. Heim, Untersuchungen über Farnprothallien. Flora 1896.
11. Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen. Nova acta K. Leop. Carol. Akad. d. Naturf., Bd. XXXVII, Nr. 4.
12. Lang, W. H., On Apogamy and the Developement of Sporangia upon Ferns Prothalli. Phil. Trans. Roy. Soc., Vol. CXC, 1898.
13. Nathanson, Über Parthenogenesis bei Marsilia und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. D. bot. Ges. 1900, 99.
14. Stansfield, On the Production of Apospory by Environnement in Athyrium Filix-foemina var. uncoglomerata. Journ. of the Lin. Soc., Vol. XXXIV.
15. Strasburger, Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, 123.
16. Winkler, H., Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1908.
17. Ders., Handwörterb. d. Naturwiss., Bd. IV, 265.
18. Woronin-Wesselowska, Apogamie und Aposporie an einigen Farnen. Flora, Bd. 98, 101.
19. Yamanouchi, Botanical Gazette, Vol. XLV. Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, auf dessen Anregung und unter dessen Anleitung ich die Arbeit ausgeführt habe, bin ich für sein fortwährendes förderndes Entgegenkommen zu großem Dank verpflichtet.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Fig. 2 Marchantia planiloba: A.-Stände, die über ihre normale Länge hinausgewachsen sind, einer ist auch mehrfach in Teilung eingetreten.

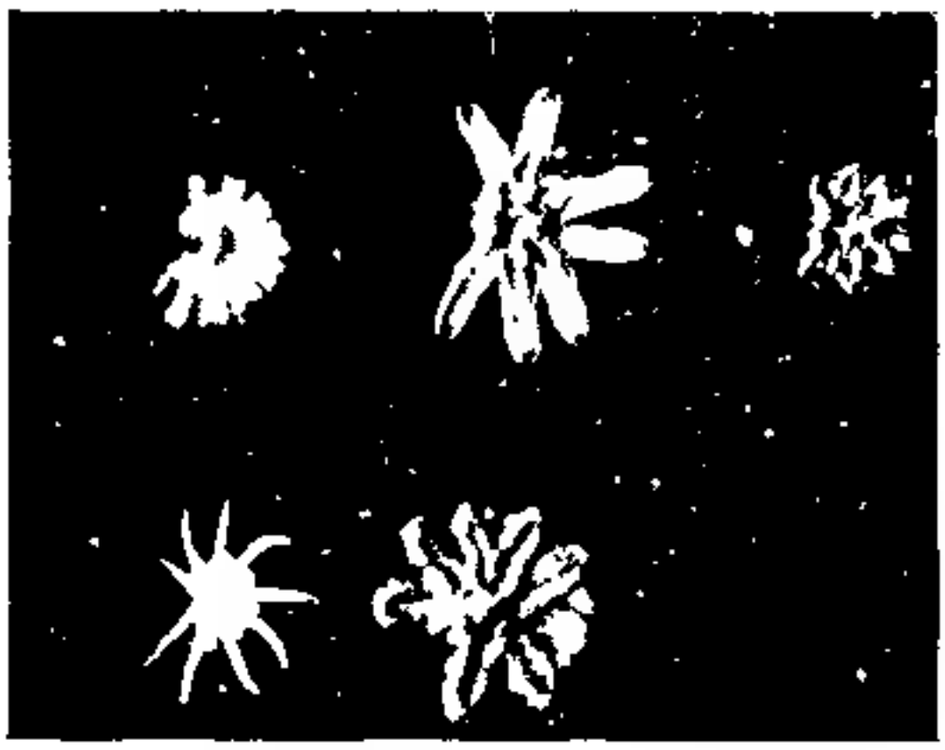
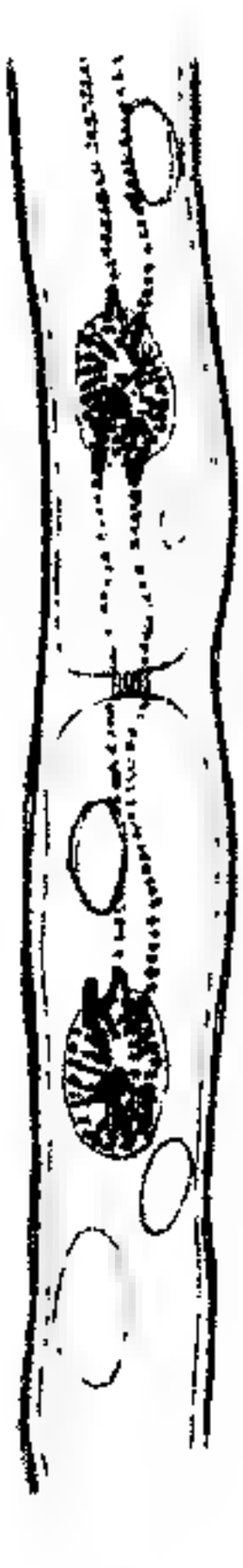


Fig. 1 Oben: Archegonien und Antheridienstand von Marchantia planiloba, rechts ein noch jugendlicher A.-Stand. Unten: ebenso von M. polymorpha.

Fig. 3. Marchantia planiloba. Mittelbildungen zwischen generativem und vegetativem Stadium. Am verbreiterten A.-Ast stehen Stifte, unter denen sich Höhlen mit Brutkörpern befinden.

J. Doposcheg-Uhlar.

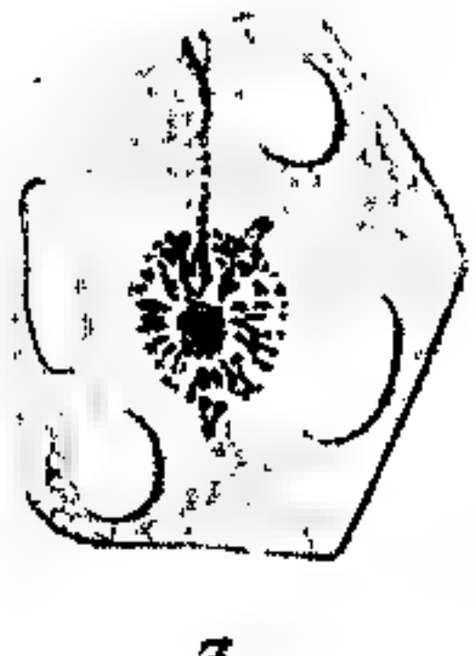
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



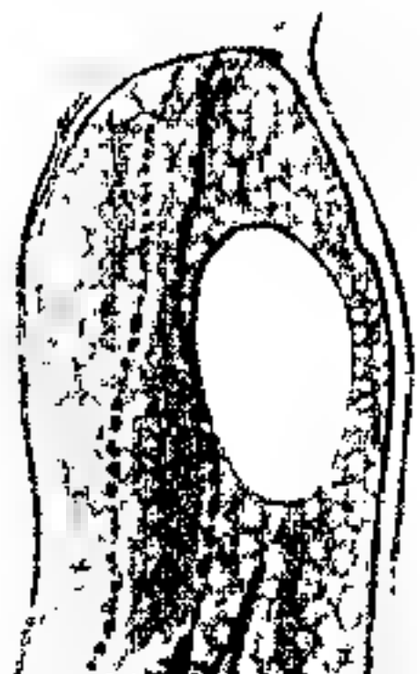
1

2a

2b

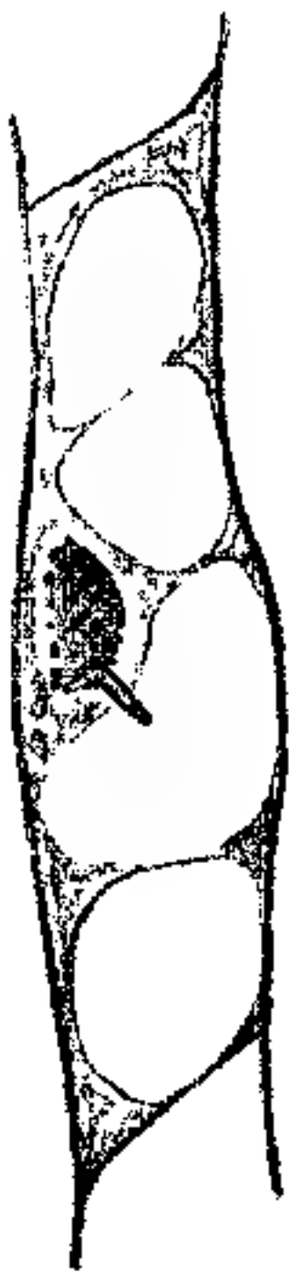


3

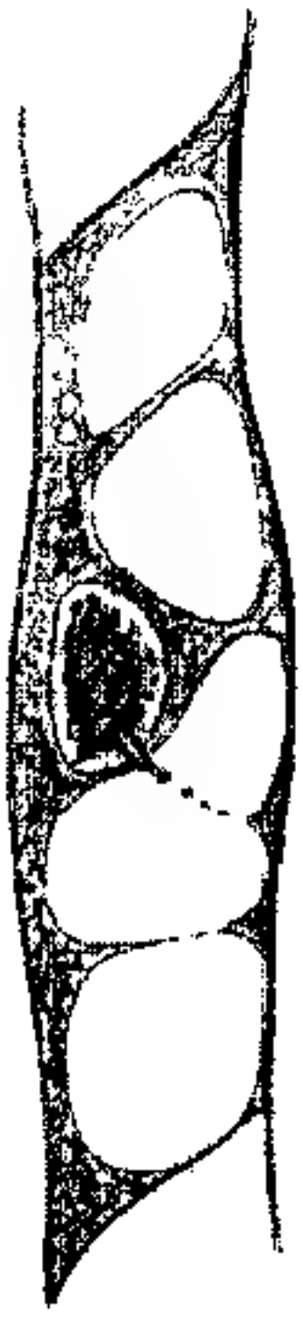


4

5

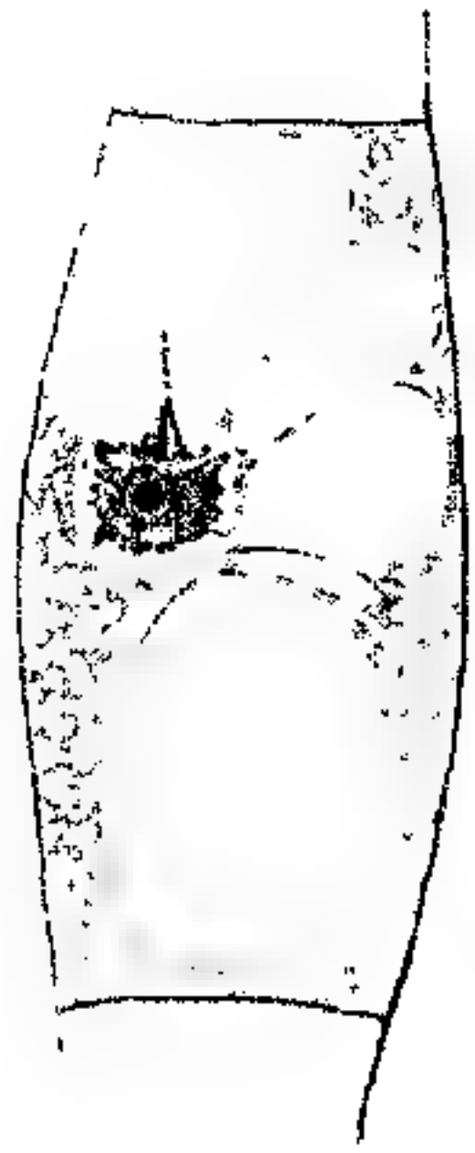


6a



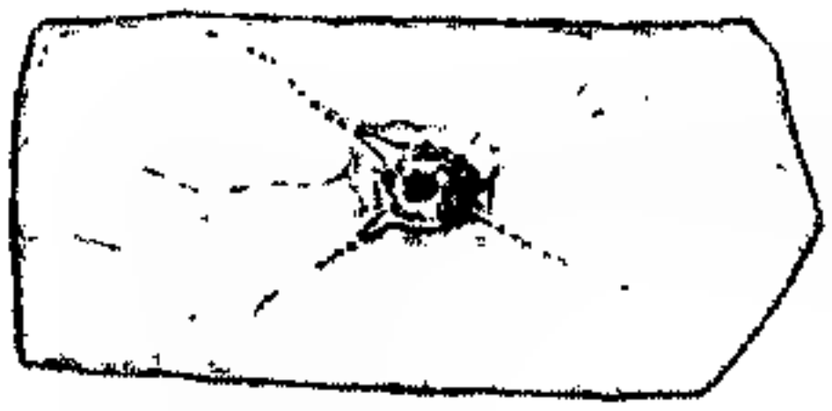
6b

v. Derschau gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena Lith. Anst. v. K. Wenser, Jena.



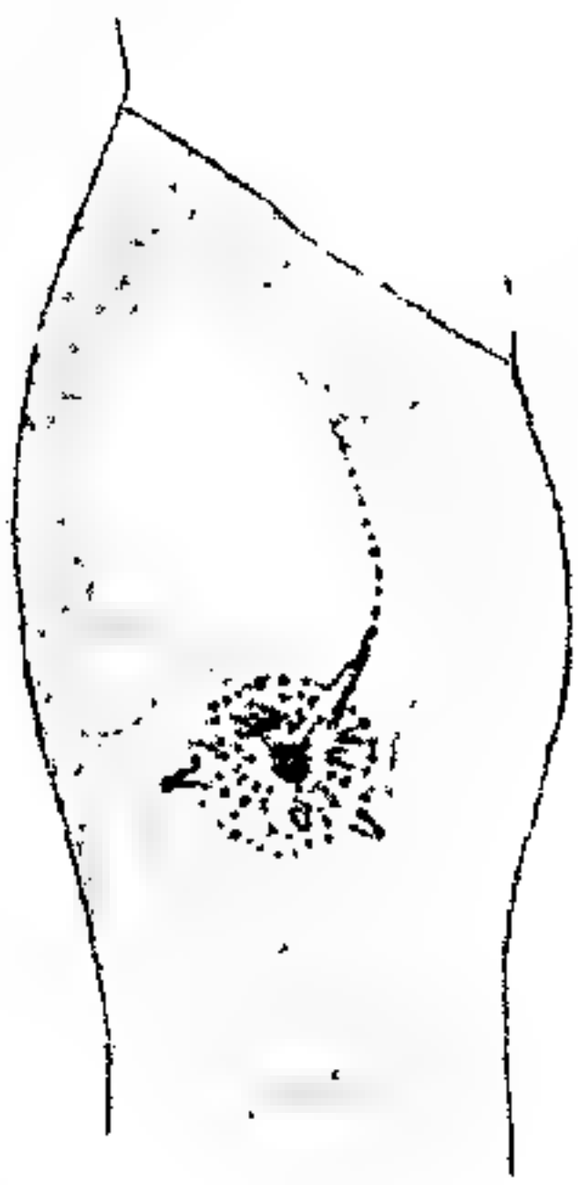
6c

7



8

9a



9b

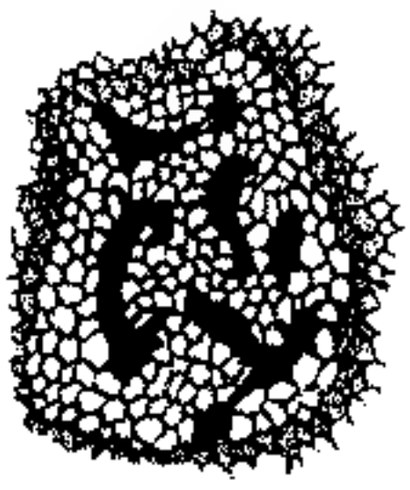
10

11

12

13a

13b



14

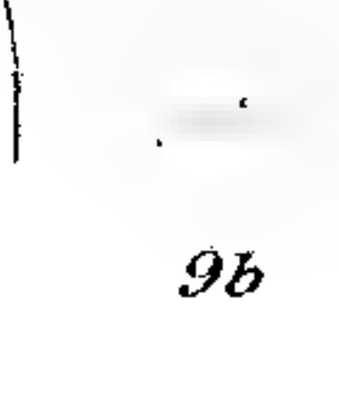
19

15

16

17

18



20

v Derschau gez. Verlag von Gustav Fischer in Jena

Fig. 1

Fig. 2

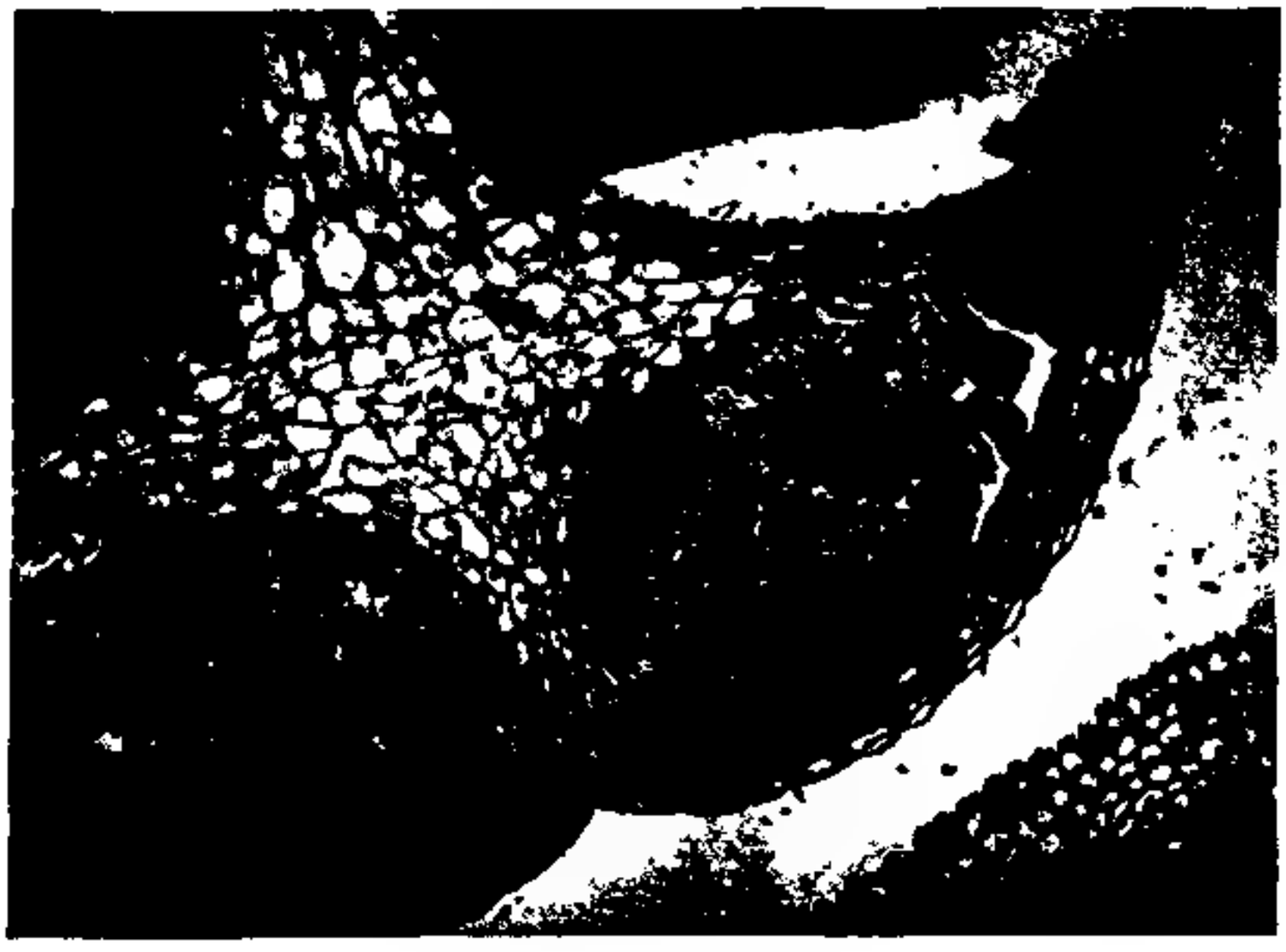


Fig. 3.

Mikrophotographien von:

1. Pholidota imbricata. (Ausschnitt aus Fig 74.) Querschnitt durch das obere Ende eines inneren Pollinums.
2. Coelogyne cristata. (Ausschnitt aus Fig. 72.) Querschnitt durch das obere Ende einer Theka.
3. Cattleya Bowringiana. Querschnitt durch eine Theka an ihrer Vorderseite. Caudiculae und vordere Pollinienpartie.

Fig. 1.

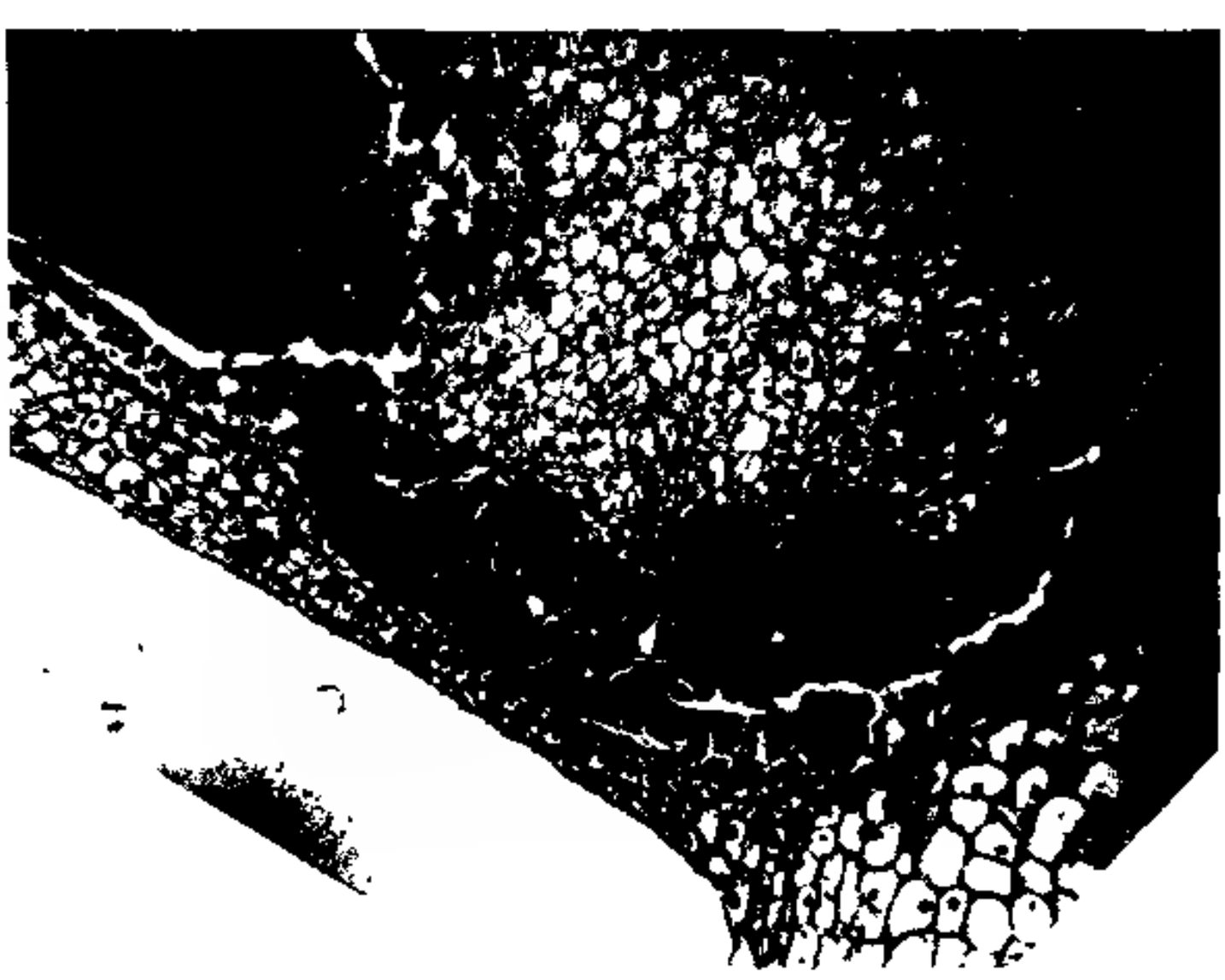


Fig. 2.

Mikrophotographien von:

1. Zygopetalum Mackayi (Ausschnitt aus Fig. 159) Tapetenbrücke zwischen den beiden Pollinien einer Theka.
2. Bifrenaria Harrisoniae. (Ausschnitt aus Fig. 138.) Tapetenbrücke zwischen den beiden Pollinien einer Theka.

Fig. 1.

Fig 2.

Fig. 3.

Mikrophotographien von:

1. Stanhopea tigrina. (Ausschnitt aus Fig 176.) Querschnitt durch das obere Ende der beiden Pollinien und deren Tapetenbrücke.
2. Angraecum sesquipedale. (Ausschnitt aus Fig. 206) Querschnitt durch die dem Konnektiv zugewandten Flanken der beiden Pollinien (beachte die Tapetenverbreiterung).
3. Renanthera Imschootiana. (Ausschnitt aus Fig 209.) Längsschnitt durch die vordere Partie der beiden Pollinien (beachte die Tapetenverbreiterung).

M. Hirmer.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Mitteilungen über neue und wenig bekannte Formen von Brutorganen bei Laubmoosen.

Von **Th. Herzog.**

(Mit 6 Abbildungen im Text.)

Während wir in dem Corrensschen Werk „Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge“ eine erschöpfende Darstellung der in Mitteleuropa vorkommenden Formen dieser Vermehrungsweise erhalten haben, sind wir über die Ausbildung biologisch gleichwertiger Organe bei den Moosen außerhalb unserer engeren Heimat weit weniger, man darf sogar sagen ganz ungenügend unterrichtet. Wohl fehlt es in der einschlägigen systematischen Literatur, die auch von Correns teilweise benützt wurde, nicht an den Hinweisen auf derartige Vorkommnisse der Reproduktion auf vegetativem Wege, aber sie beschränken sich gewöhnlich auf die Erwähnung mit kurzen Schlagwörtern, wie „Folia fragilia“, ... fragillima“, . . . decidua“, ... mox destructa“, „e basi folii propagula emittens“, ... „inter tomentum propagula crebra fovens“ und ähnlichen, allgemein gehaltenen Angaben, aus denen man zwar über die Tatsache der Vermehrung durch Bruch- oder Brutorgane unterrichtet wird, jedoch gar nichts über ihre besondere Ausbildung und namentlich nichts über ihr Verhältnis zur Entwicklung des Sporophyten und ihren Einfluß auf die Gestaltung des Gametophyten erfährt. So ist es leicht erklärlich, daß bei genauerer Durchmusterung eines Sammlungsmaterials tropischer oder auch nur fremdländischer Moose eine Menge von Formen gefunden werden, die unsere Kenntnis über die Ausbildungsweise dieser bei den Bryophyten so weit verbreiteten Vermehrungsorgane erweitern.

Die nachfolgend geschilderten Brutorgane, die ich an selbst gesammelten Moosen aus den Kordilleren und dem Mittelmeergebiet gefunden und bei ihrer systematischen Beschreibung auch schon kurz verzeichnet habe, stellen zum Teil neue Typen der Brutbildung dar, zum Teil werfen sie durch ihre besondere Verteilung auf der Pflanze und ihre Beziehungen zum Sporogon ein deutliches Licht auf den Weg, auf dem wir uns ihre Entstehung vorstellen können. Auch scheinen

sie zum Teil bestimmteres über das Verhältnis der vegetativen zur geschlechtlichen Reproduktion auszusagen, als wir bisher über diese Dinge wußten. Ein von mir selbst stark empfundener Mangel dieser Mitteilungen liegt allerdings im Fehlen experimenteller Prüfung der gewonnenen Anschauungen, doch ist dies in dem Erhaltungszustand des Sammlungsmaterials begründet. Da jedoch keine Aussicht besteht, in absehbarer Zeit eine Nachprüfung an der lebenden Pflanze anstellen zu können, so habe ich mich trotzdem entschlossen, diese Notizen der Öffentlichkeit zu übergeben.

Daß neben den rein biologischen Beziehungen auch manche systematische Folgerungen aus meinen Untersuchungen sich ergeben haben, die ich hier ebenfalls mitteilen werde, wird auch in diesem Zusammenhang kaum störend empfunden werden.

Streptopogon heterophyllus Herzog.

Bemerkenswert durch den Ort ihrer Entstehung ebenso wie durch ihre Form sind die Brutorgane, welche wir bei dieser neuen Art der Gattung Streptopogon antreffen, einer Gattung, die schon durch das Auftreten von Brutkörpern am freien Ende der Blattrippe bekannt ist.

Bei St. heterophyllus werden nämlich im Gegensatz zu den übrigen, Brutorgane besitzenden Arten der Gattung, chlorophyllreiche, aus zylindrischen, fast gleichlangen Zellen zusammengesetzte Brutfäden am oberen Blattrande gebildet, wo einzelne Zellen der oft in stumpfen Zähnen vorspringenden Randreihe aussprossen und zu steif abstehenden 5—7zelligen Fäden heranwachsen. Die Glieder dieser Zellreihe sind kurz zylindrisch und sehr chlorophyllreich; die Querwände stehen durchwegs senkrecht zu den Seitenwänden. Die Fäden lösen sich vom Blatt in der Weise los, daß entweder die Basalzelle oder die darauf folgende zerrissen wird und der Zellfaden als ganzes Stäbchen abfällt; doch kommt es auch vor, daß längere Stumpfe stehen bleiben und nur die äußersten Glieder abgestoßen werden. Eine gewisse Brüchigkeit der Fäden, namentlich aber ihre Stellung an der Blattspitze, wo bei den häufigen Austrocknungsbewegungen der Blätter — besonders bei den unteren — die Wahrscheinlichkeit des Anstoßens sehr groß ist, scheint die Verbreitung zu fördern.

Versuche, diese Brutfäden an 3 Jahre alten Blättern zur Weiterentwicklung zu veranlassen, verliefen ergebnislos, da sie offenbar abgestorben waren. Auch konnte im Detritus der Räschen nichts gefunden werden, was über die Art der Aussprossung hätte Aufschluß geben können. Es ist auch fraglich, ob dieses vegetative Verbreitungsmittel

für die Art von Bedeutung ist, da normal entwickelte Sporogone jeweils zugleich mit Brutfäden gefunden werden.

Mit der Hervorbringung von Brutfäden geht nun bei unserer Art eine Umbildung der hierzu verwendeten Blätter Hand in Hand. Zunächst zeigt die Untersuchung mehrerer Stämmchen, daß, obwohl alle Blätter solche Brutfäden entwickeln können, doch vorzugsweise die ersten, also untersten Blätter eines Jahressprosses dazu herangezogen werden (Fig. 1). Es scheint nun, als ob die Erzeugung der Brutfäden diese ersten Blätter in ihrem Wachstum schwäche; denn sie bleiben gewöhnlich unverhältnismäßig klein und zeigen auch in der Ausbildung ihrer Rippe ein meist unnormales Verhalten. Dieselbe ist stets schwächer und geht nie in einen Stachel, wie bei den obersten, vollentwickelten Blättern aus, hört bei vielen schon wesentlich vor der Blattspitze auf und fehlt bei einigen sogar vollständig. Hierin ist sicherlich eine Beeinflussung durch die Ausbildung von Brutorganen zu erblicken. Parallel mit diesen Rückbildungen in der Blattstruktur geht aber eine reichliche Entwicklung von grünen Zellfäden, die hier im Gegensatz zu den oberen Blättern, wo sie ein begrenztes Wachstum zu besitzen scheinen, gelegentlich lang auswachsen und sogar noch im Zusammenhang mit dem Blatt sich etwas verzweigen. Gelegentlich wächst die Blattspitze selbst in einen Faden aus, oder es entsprossen solche hier und da auch dem Rücken des oberen Rippenendes.

Fig. 1. Streptopogon heterophyllus H. Sproßgipfel mit Brutfäden an den unteren Blättern, 61 : 1.

Die nächst höheren Blätter sind dann kräftig und normal ausgebildet und entwickeln, allerdings nur in ihrem oberen Teil, aus zahlreichen Zellen des Blattrandes kräftige, jedoch nie verzweigte Brutfäden, die sich rhexolyt an der Basalzelle oder der nächst höheren ablösen. Wie es aber vorkommt, daß viele der Initialen, welche bei Anwendung von Kalilauge sich deutlich durch blaßrötliche Färbung von den übrigen Randzellen abheben, nicht auswachsen, so gibt es auch Blätter an einer

sonst Brutorgane produzierenden Pflanze, die trotz anatomisch ganz übereinstimmenden Baues gar nicht zur Brutfadenbildung gelangen.

Am seltensten, d. h. meistens gar nicht, werden Brutfäden von den obersten oder Schopfblättern erzeugt, bei denen gewöhnlich die stärkste Ausbildung der Blattrippe zu beobachten ist. Während aber die Randzellen in den übrigen Blättern, wenigstens im Bereich der Brutfadenbildung ziemlich gleichdimensional oder kurz 5—6eckig, weitlichtig und chlorophyllreich sind, zeigen sie vorzugsweise in den Schopfblättern eine Tendenz zu bedeutender Streckung und Verengerung und schließen zu einem deutlich abgesetzten, oft mehrere Zellreihen breiten Saum zusammen, der in der Blattspitze von beiden Seiten her mit der Rippe verschmilzt und so dem äußersten Spreitenteil ein ganz verändertes Zellnetz schafft. Die Neigung zur Randsprossung gibt sich aber auch hier noch in gelegentlich fast splitterartig vortretenden Randzähnen oder gar einer förmlichen Einschlitzung des Blattrandes kund (vgl. Textfig. 12 in Th. Herzog, Die Bryophyten meiner zweiten Reise durch Bolivia. Bibl. Bot., Heft 87, pag. 45). Daneben kommen aber auch alle Arten von Übergängen vor.

Während nun einzelne Exemplare diesem eben geschilderten Typus entsprechen, verzichten andere Sprosse des gleichen Rasens, die also ganz sicher der gleichen Herkunft sind, wohl sogar vom gleichen Protonema stammen, völlig auf die Brutfadenbildung.

Neben dieser schwankenden Ausbildung von Brutorganen zeigt sich die Plastizität der Laminazellen unseres Mooses auch noch in der Eigenschaft, nicht nur an der Basis aus dem Rücken der Blattrippe, sondern auch noch weit hinauf aus Zellen der Lamina selbst, und zwar nach beiden Seiten hin Rhizoiden zu entwickeln. Diese Rhizoidinitialen heben sich, da sie chlorophyllfrei und meist stärker lichtbrechend sind, deutlich von den schön grünen Laminazellen ab.

Das Vorkommen solcher Rhizoidinitialen in der Lamina der Blätter legt die Vermutung nahe, daß die Brutfäden des Blattrandes aus Rhizoidanlagen hervorgegangen seien, und diese Vermutung erhält noch mehr Wahrscheinlichkeit durch die (allerdings nur einmalige) Beobachtung, daß an solchen aus dem Rücken der Blattbasis entsprossenden Rhizoidästen Brutfäden vom Typus der am Blattrand gebildeten entstehen können.

Interessant ist unsere Art besonders durch ihr noch in allen Punkten sehr labiles Verhalten, wonach Brutfäden an derselben Pflanze an einzelnen Blättern gebildet werden, an anderen Blättern ausbleiben und auch die Struktur des Blattzellnetzes, offenbar von diesen Ver-

hältnissen beeinflußt, sehr schwankend ist. So ist auch an den Blättern mit Brutfäden im *unteren* Teil meist ein Randsaum entwickelt, während er in der Region der Brutfäden immer fehlt.

Wie sehr der Aufbau des Blattes gelegentlich durch Übernahme reproduktiver Funktionen sich umwandeln kann, zeigt das Beispiel von Leptodontium proliferum Herzog, einer hochandinen Art, die ich in „Die Bryophyten meiner 2. Reise durch Bolivien, Bibl. Bot., Heft 87, pag. 33“ beschrieben und abgebildet habe.

Leptodontium proliferum Herzog.

Bei der Gattung Leptodontium sind Brutkörper weit verbreitet. Meist entspringen sie der Blattbasis, d. h. Rhizoidenbildungen aus dem Rücken der Blattrippe oder dem Stengelfilz. Selten sind die Fälle, wo die Brutkörper an der Spitze der austretenden Blattrippe hervorgebracht werden. Bisher war meines Wissens dieser Typ nur von L. gemmascens (Mitt.) Braither. aus Sussex bekannt. Man kann diese Form nach ihrem häufigsten Vorkommen als „calymperoid“ bezeichnen, da zahlreiche Arten der ausschließlich tropischen Gattung Calymperes ganz die gleiche Anordnung der Brutkörper zeigen.

Während nun L. *gemmascens*, bei dem neben den endständigen Brutkörpern auch solche an Rhizoiden des Stengelfilzes vorkommen, nur steril bekannt ist und man somit die reichliche und offenbar geförderte Brutkörperbildung als einen korrelativ entstandenen Ersatz für die ausgefallene Sporenverbreitung auffassen könnte, mahnen die Verhältnisse, die ich bei L. proliferum beobachtete, zur Vorsicht bei solchen Deutungen.

Hier treffen wir nämlich Zusammenhänge zwischen Ausbildung der Sporengeneration und Brutkörpern, die die angenommene Korrelation zwischen den Verbreitungsmitteln: Sporen und Brutkörpern geradezu zu widerlegen scheinen.

Während man nämlich zunächst annehmen sollte, daß L. proliferum, wie die meisten Brutkörper bildenden Moose, selten Sporogone hervorbringe oder gänzlich steril bleibe, fruchten vielmehr die Räschen desselben (ich habe dabei Nr. 3429 meiner Sammlung im Auge) reichlich und bringen durchaus normale Sporen hervor (Fig. 2,*1* u. *3*). Aber nicht nur dies; die Brutkörper treten auch mit auffallender Stetigkeit nur an den Schopfblättern der ♀ Pflanzen, also an den Hüllorganen der Archegonien auf. Ihre Erzeugung ist also anscheinend an das Vorhandensein von Sexualorganen gebunden (Fig. 2,*2*). Da die Brutkörper aber erfahrungsgemäß, besonders wenn sie an Blattspitzen ge-

bildet werden, schon in sehr jungen Stadien der Blattentwicklung vorhanden sind, also zu einer Zeit, wo über das Schicksal der oft noch nicht einmal angelegten Archegonien noch gar nichts bestimmt sein kann (Fig. 2,*4*), so kann auch ihre Entwicklung kaum vom Sterilbleiben der Archegonien beeinflußt, d. h. gefördert werden. Es könnte höchstens eine etwas kräftigere Ernährung derselben bei ausbleibender Befruchtung der Archegonien eintreten, was aber bisher nicht nachzuweisen war. Tatsächlich finden wir sowohl bei sterilbleibenden ♀ Blüten, wie bei solchen mit voll entwickelten Sporogonen an allen Schopfblättern zahlreiche wohlentwickelte Brutkörper. Aber noch mehr; an all den völlig steril bleibenden Formen, wie sie die Nr. 3181 u. 3442 meiner Sammlung von anderen Fundorten darstellen, war nichts von Brutkörperbildung zu entdecken, obwohl man doch gerade hier das stärkste „Bedürfnis“ nach einem vegetativen Verbreitungsmittel voraussetzen sollte.

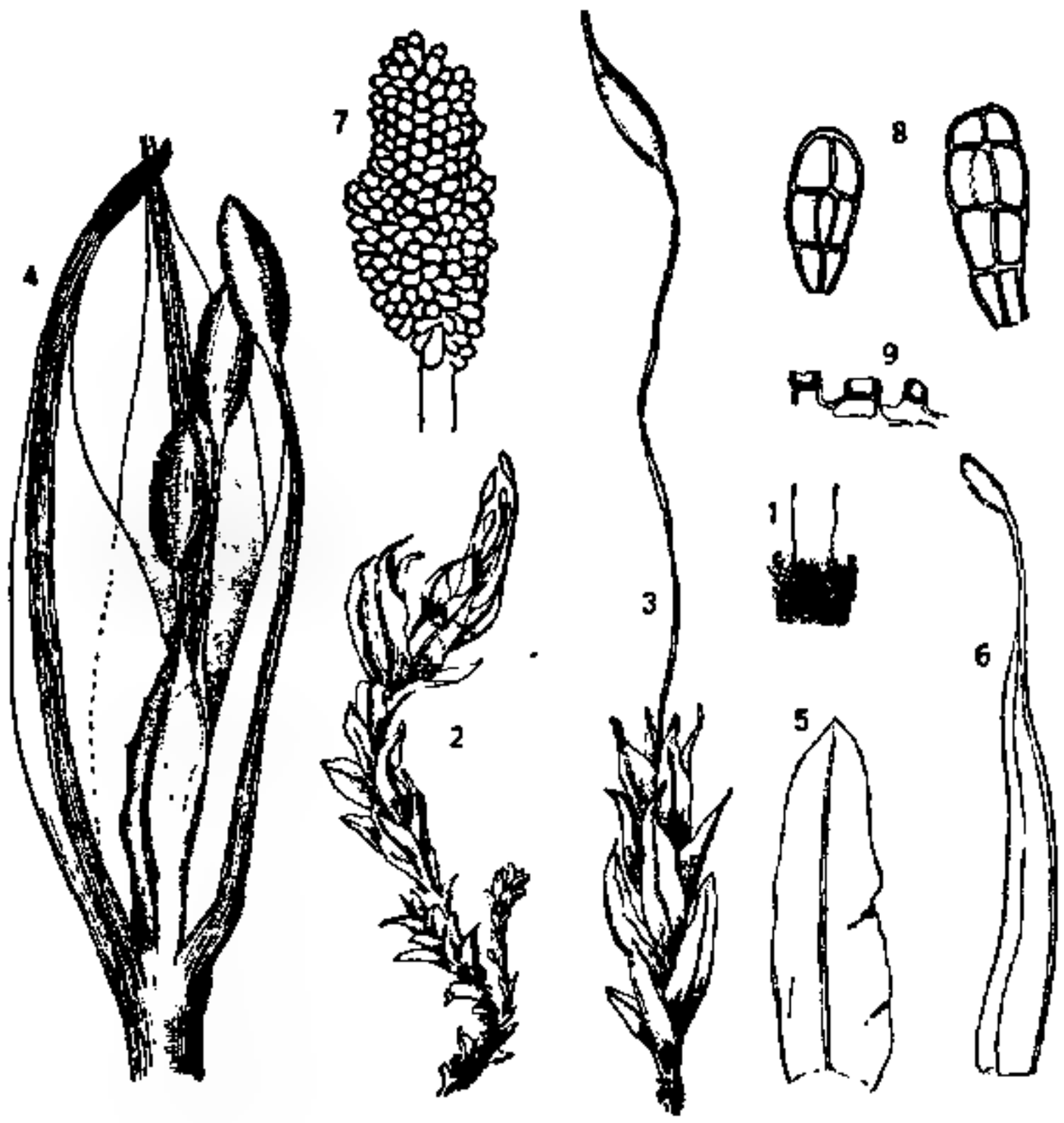


Fig. 2. Leptodontium proliferum H. *1* Habitusbild 1,5 : 1; *2* Brutkörper tragender, steriler ♀ Sproß 15 : 1; *3* fertiler Sproß mit Brutkörpern 15 : 1; *4* Knospe mit jungen Brutkörperträgern 31 : 1; *5* normales Laubblatt ca. 20 : 1; *6* Blatt mit Brutkörpern ca. 20 : 1; *7* Brutkörperhäufchen am Ende der stielartigen Rippe 62 : 1; *8* zwei abgefallene Brutkörper 250 : 1; *9* Brutkörperträger mit Schwellring 250 : 1.

Man könnte also daran denken, daß die gleichen Stoffe, die zur Blütenbildung anregen, auch für die Brutkörperanlage vorhanden sein müssen, daß also die Brutkörper wohl überall, schon weil ihre Anlage zeitlich vor der der Geschlechtsorgane stattfindet, ohne Rücksicht auf die Blüten und Sporogonentwicklung nach inneren Entwicklungsgesetzen entstanden seien und nur in manchen Fällen sekundär die Ausbildung einer Sporengeneration unterdrückt hätten. Nicht also, daß etwa die entwicklungsgeschichtlich ältere Sporengeneration das Auf-

treten der Brutorgane reguliert, sondern daß umgekehrt ein erstarkendes Brutkörpergeschlecht der Sporengeneration das Wasser abgraben kann, jedoch durchaus nicht zwangsläufig korrelativ diese Folge haben muß. Wenn also heute zahlreiche sterile Arten ihre Verbreitung durch Brutorgane besorgen, so wird es sich bei diesen Brutkörperbildungen nicht um Ersatzorgane handeln, die an Stelle des unentwickelt bleibenden Sporogons aus vorrätigen, aber für den Embryo nicht ausreichenden Stoffen aufgebaut werden, sondern vielmehr um ursprüngliche, fakultativ hervorgebrachte Bildungen, die durch ihren zeitlichen Vorsprung in manchen Fällen das Übergewicht über die Sporengeneration gewonnen haben mögen.

Diese Ansicht scheint mir das Verhalten von L. proliferum aufs beste zu unterstützen. Es zeigt ferner, daß da, wo nicht a priori Brutkörper angelegt werden, auch Sterilbleiben bei sonst üppigem vegetativem Wachstum keine Brutkörperbildung hervorbringen kann.

Die frühzeitige Anlegung der Brutkörper an der Blattspitze bringt es nun mit sich, daß hierdurch die Ausbildung der Blattspitze und auch des übrigen Blattzellnetzes weitgehend beeinflußt wird. Dies drückt sich in der verschiedenen Form und Struktur der Brutkörper tragenden Blätter gegenüber den normalen Laubblättern aus (*Fig. 2, 5* u. *6*).

Die in den Dienst der Vermehrung durch Brutkörper gestellten ♀ Sprosse bringen ja, wie schon erwähnt, keineswegs an sämtlichen Blättern Brutkörper hervor, vielmehr beschränkt sich ihre Erzeugung auf den obersten Teil des Sprosses, die Schopf- und Perichätialblätter. Dem entspricht der Dimorphismus der an einem Jahressproß auftretenden Blätter. Die unteren, lediglich als Assimilationsorgane fungierenden Blätter sind durchaus normal gebaut und schließen sich in ihrer breitzungenförmigen Gestalt mit flacher, kurzer, scharf gesägter Spitze und rundlichem, papillösem Zellnetz eng an den Typus der filescens-Gruppe von Leptodontium an. Gegen die Spitze des Stämmchens zu fangen jedoch die Blätter allmählich an sich etwas einzukrümmen und erhalten eine etwas hohle, fast kapuzenförmige Spitze, die Rippe beginnt stachelig vorzutreten, die Sägung wird schwächer. Die obersten Blätter schließlich zeigen eine auffällige Streckung ihres gesamten Zellnetzes, womit zugleich der Papillenbesatz verschwindet, und besitzen eine lang ausgezogene, fast ganz von der kräftigen, aber immer noch etwas flachen Rippe ausgefüllte Spitze, die sich schwach hakig einwärts krümmt. An diesem fast pfriemlichen oder stielförmigen, auf der Bauchseite etwas rinnigen Ende wachsen sämtliche Oberflächen-

zellen in kurze, sockelförmige Träger aus, die je einen keulenförmigen Brutkörper tragen. In ihrer dichten Anordnung rings um die als Widerlager dienende Rippe bilden sie ein kompaktes, bei schwacher Vergrößerung warzig erscheinendes Gebilde, das schon bei den jüngsten Blättern am Scheitel deutlich zu erkennen ist (Fig. 2,*4* u. *7*).

Die Ablösung der Brutkörper erfolgt, soweit sich dies an dem getrockneten Material beurteilen ließ, durch ein Brachytmema mit einem Schwellring wie bei Calymperes und Syrrhopodon, nur mit dem Unterschied, daß der Verdickungsring als kragenförmiger Aufsatz nicht mit dem Brutkörper sondern mit der kurzen Trägerzelle in Verbindung bleibt, während am unteren Ende des losgelösten Brutkörpers kaum etwas von den Resten der Trennzelle zu erkennen ist (Fig. 2,*8* u. *9*).

Das auffallendste, worauf ich hier besonders hinweisen möchte, ist jedoch der Dimorphismus der Blätter, hervorgerufen oder wenigstens in hohem Maß verstärkt durch verschiedene Funktion:

Die unteren Blätter normale Assimilationsorgane mit der typischen Leptodontiumstruktur und Form, reichlichem Chlorophyllgehalt und dichtem Papillenbesatz.

Die oberen stark verschmälert und verlängert, als Hüllblätter einerseits oft zusammengewickelt und mit den Spitzen eingekrümmt, als Träger der Brutkörper mit einer fast stielförmig austretenden, als Widerlager dienenden Rippe, die zugleich die Brutkörper an die ausgesetzteste, für die Ablösung geeignetste Stelle hinaushebt und dann auch aktiv durch ihre Bewegungen beim Austrocknen und Anfeuchten die reifen Brutkörper von den Nachbarblättern abstreift. Das Chlorophyll tritt hier stark zurück, der Papillenbesatz wird locker und spärlich.

Daneben trifft man bei fertilen Individuen auch Mittelformen, bei denen entsprechend den wenigen an ihnen produzierten Brutkörpern auch die sie tragenden Hüllblätter nur wenig umgestaltet sind, namentlich die Rippe nur ganz kurz austritt und die charakteristische Sägung des Laubblattes fast bis zur Spitze beibehalten bleibt.

Also eine mit der Ausbildung von Brutkörpern gradweise fortschreitende Umgestaltung der Tragblätter.

Schließlich wäre noch von völlig sterilen Seitensprossen eine Blattausbildung zu erwähnen, wo die Zellen der Blattspitze zu farblosen Nematogonen von etwas abweichender, gestreckter Form umgestaltet werden. Es scheint dies der erste Schritt zur Entwicklung von Brutorganen zu sein.

Die Übereinstimmung in der Brutkörperbildung zwischen Leptodontium proliferum und der von Correns für L. gemmascens geschilderten ist fast vollständig.

Correns weist auch wiederholt auf die systematische Verwertbarkeit der Brutkörper hin, was sich also in der Übereinstimmung zwischen L. gemmascens und L. proliferum aufs beste bestätigt.

Darüber hinaus aber scheint mir das Vorkommen von Verdickungsleisten im Brachytmema, wie sie sonst nur noch bei den Calympereen bekannt ist, auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen dieser Familie und Leptodontium hinzudeuten, auf die in diesem Zusammenhang allerdings nur kurz hingewiesen werden kann. Immerhin mag hier schon verzeichnet sein, daß bei Leptodontium, das nach seinen vegetativen Merkmalen eine auch schon von Loeske bemerkte und von Fleischer in „Musci der Flora von Buitenzorg“ pag. 363 hervorgehobene Sonderstellung unter den Trichostomaceen einnimmt, zum mindesten zwei Entwicklungsreihen anzusetzen scheinen. Die eine leitet über Williamsiella zu den Syrrhopodonten und Calympereen, die andere folgt — in ihrem Sporophyten besonders — dem Trichostomeenplan und erreicht in Streptotrichum den höchsten in dieser Entwicklungsreihe vorhandenen Peristomtypus mit gewundenen Zähnen, der auch in der Pottiaceenreihe von Tortula und einigen anderen hochdifferenzierten Ästen erreicht wird. Doch dies nur nebenbei. Der Ablösungsmodus bei den Brutkörpern unseres Leptodontium würde den Beziehungen dieser Gruppe zu den Calympereen eine weitere Note hinzufügen.

Pottia propagulifera Herzog.

Die einzige bisher aus der Gattung Pottia bekannt gewordene Art mit Brutkörpern ist die von mir auf der Insel San Pietro an der Westküste von Sardinien auf feuchtem Sandboden des Seestrandes entdeckte P. propagulifera.

Dieses zierliche kleine Moos zeigt neben der Eigentümlichkeit einer in der Gattung einzigartigen Brutkörperbildung die seltene biologische Eigenschaft, daß diese Brutkörper noch im Schutz der Schopfblätter, aus deren Rippe sie hervorgingen, zu beblätterten Pflänzchen auswachsen und offenbar erst in diesem weit fortgeschrittenen Entwicklungszustand zur Verbreitung gelangen. Die Möglichkeit einer raschen Befestigung in dem feuchten, sandigen Substrat ihres Standortes ist gewiß erleichtert dadurch, daß die jungen Pflänzchen, noch

eingeschlossen in den zusammengefalteten Schopfblättern ein starkes Rhizoidsystem ausbilden.

Bevor ich auf eine nähere Schilderung der bei dieser Art gefundenen Verhältnisse eingehe, mag noch einiges über die systematische Stellung derselben und einige morphologische Eigentümlichkeiten mitgeteilt werden.

Pottia propagulifera gehört nach ihren Merkmalen, Blattform und peristomloser Kapsel, in die Verwandschaft der P. truncatula. Ihre allerdings unvollständige Beschreibung findet sich im Jahresbericht der Züricher Bot. Gesellschaft 1904 „Ein Beitrag zur Kenntnis der Laub- und Lebermoosflora von Sardinien." Zur Ergänzung habe ich zunächst folgendes nachzutragen: Die Pflänzchen sind zwergig wie bei P. minutula, die Schopfblätter der ♀ Pflanze 1,6 mm lang, hohl, fast kappenförmig, die innersten am breitesten abgerundet mit sehr kurzem, aufgesetztem, etwas eingebogenen Spitzchen. Die Blattzellen sind glatt, unregelmäßig 6seitig, verschieden groß, im Durchschnitt $0{,}014 \times 0{,}020$ mm, am Rand in einer Reihe enger, aber nicht deutlich saumartig abgesetzt. Die Blattgranne der sterilen Sprosse ist meist etwas verbogen und ziemlich lang, fast haarartig. Das Sporogon ist in trockenem Zustand deutlich längsrippig und faltig. Bemerkenswert ist auch das gelegentliche Auftreten von einzelnen Rhizoidenknöllchen, die bisher nur von wenigen Arten der Gattung Pottia bekannt geworden sind.

Von besonderem Interesse ist nun das Auftreten von Brutkörpern auf den Schopfblättern der fertilen Pflanze, und zwar nach allen Beobachtungen, auf diesen ausschließlich (Fig. 3 *a*), während auf den zahlreichen sterilen Sprossen des vorliegenden Räschens und den sterilen Innovationen der fruchtenden Pflänzchen nichts davon vorzufinden war. Daß es sich bei diesen sterilen Innovationen (Fig. 3 *b*) nicht um junge Sexualsprosse handelt, die etwa im Zustand der Blühreife erst Brutorgane produzieren, läßt sich schon aus der Form der Blätter entnehmen. Während nämlich die ersteren breit abgestumpft und fast kappenförmig hohl endigen und nur ein einziges, aufgesetztes Spitzchen besitzen, in oder vor dem die Rippe erlöscht, zeichnen sich die Blätter der sterilen Sprosse durch die lange, kräftige, fast haarartig verbogene Granne aus.

In meiner l. c. gegebenen Beschreibung sprach ich von Brutknospen, die noch in Verbindung mit dem Blatt junge bewurzelte Moospflanzen hervorbringen. Nach meinen neueren Untersuchungen, die sich auf zahlreicheres Material stützen, möchte ich diese Angabe nicht unbedingt aufrecht erhalten; denn hierbei gelang es mir nirgends

bei den zahlreich vorhandenen, in der Höhlung der Schopfblätter sitzenden jungen Pflänzchen (Fig. 3 *c*), einen einwandfreien Zusammenhang mit der Mutterpflanze nachzuweisen. Bei der oft starken Verflechtung der Rhizoiden der jungen Moosknospen mit den Protonemafäden von Rhizoidnatur, aus denen die Brutkörper bzw. Knospen hervorgehen, war ein sicherer Nachweis einer Verbindung nicht zu erbringen. In den Fällen aber, wo überhaupt eine Entscheidung möglich war, saßen die jungen Knospen deutlich frei in der Blatthöhlung (Fig. 3 *d*). Ich möchte es daher doch für wahrscheinlicher halten, daß sie erst nach Ablösung der Brutkörper aus diesen entstehen, aber infolge der Hohl-

Fig. 3. Pottia propagulifera H. *a* fertiler Sproß mit Brutkörpern und Brutknospen ca. 16 : 1; *b* steriler Sproß ca 16 : 1; *c* Brutknospe und Brutkörper in der Blatthöhlung 31 : 1; *d* freie Brutknospe 31 : 1; *e* zwei Brutkörper 125 : 1.

heit und des knospenförmigen Zusammenschlusses der Schopfblätter am Ort ihrer Entstehung lange festgehalten werden und infolgedessen hier ihre ersten Entwicklungsstadien durchlaufen. Ihre Verbreitung erfolgt vielleicht erst nach Zerstörung der Mutterpflanze.

Bemerkenswert ist aber die Entstehung der Brutkörper am Ende besonders langer rhizoidartiger Protonemafäden, die aus Bauchzellen der Blattrippe auswachsen. Diese Träger bestehen aus bis zu acht gebräunten Zellen mit schief gestellten Querwänden, stellen sich also als echte Rhizoidbildungen dar; erst die oberste Zelle unter dem Brutkörper steht senkrecht zur Längsachse des Trägers. Diese Rhizoiden

wachsen alle übereinstimmend gegen den Blattgrund; wo ihre ursprüngliche Wachstumsrichtung spitzenwärts ging — Ursachen hierfür sind nicht zu erkennen — lenken sie schon nach der zweiten Zelle in einem kurzen Bogen in die entgegengesetzte Richtung ein, so daß also die entwickelten Brutkörper stets an ihren Trägern hängen (Fig. 3*c*). Was ich in meiner ersten Beschreibung als „einfache Zellfäden“ bezeichnete, dürften junge Träger gewesen sein oder alte, von denen sich die Brutkörper schon abgelöst hatten.

Die Brutkörper selbst sind mehrzellig und unregelmäßig in mehreren Segmenten eingeschnürt, im Aussehen ähnlich denen von Didymodon rigidulus (Fig. 3*e*). Ihre Entwicklung zur Moosknospe ohne Zwischenschaltung eines Chloronemas stellt jedoch ein Novum dar, das eine sehr bequeme Verbindungsbrücke zwischen Brutkörpern und Brutknospen aufbaut, und zwar im aufsteigenden Sinn (hier ontogenetisch vorhanden), während alle bisher bekannt gewordenen Entwicklungsreihen (im phylogenetischen Sinn), wie z. B. bei den Bryaceen, rückwärts gelesen werden mußten.

Leider läßt sich an dem vorliegenden Herbarmaterial die Entwicklung der Brutkörper zu jungen beblätterten Pflänzchen nicht in ihren verschiedenen Stadien verfolgen. Daß dieselben sich direkt, ohne Zwischenschaltung eines Protonemastadiums aus den Brutkörpern entwickeln, läßt sich nur daraus mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß nirgends auch nur die Spur von Protonemabildungen oder verdächtigen Resten an den jungen Knöspchen entdeckt werden konnte, auch keine unter Protonemabildung keimenden Brutkörper gefunden wurden. Es ist also anzunehmen, daß eine der peripheren Brutkörperzellen zur Scheitelzelle des Moospflänzchens wird.

Nun ist aber die geschilderte Brutkörperbildung durchaus nicht an allen fertilen Pflänzchen zu beobachten. Das Zahlenverhältnis der nicht Blutkörper tragenden fertilen Sprosse zu denen mit Brutkörpern ergibt sich nach Untersuchung zahlreicher Exemplare wie ungefähr 4:1. Trotzdem sind die Schopfblätter der fertilen Pflanzen überall, ob mit oder ohne Brutkörper, ganz gleich ausgebildet, d. h. also, der Blattdimorphismus ist hier nicht etwa durch die Brutkörpererzeugung hervorgerufen, sondern primär, offenbar als sexuelles Merkmal, aufgetreten.

Vergleicht man hiermit die bei Leptodontium proliferum herrschenden Verhältnisse, so zeigt sich der auffallende Unterschied, daß dort eine ähnliche und lokal ebenfalls an die Sexualsphäre des Sprosses gebundene Erscheinung durch die besondere Funktion der Blutkörperbildung hervorgerufen ist, während bei Pottia propa-

gulifera der Blattdimorphismus unabhängig von der Blutkörperbildung zu sein scheint. Man könnte ihr Verhalten natürlich auch so deuten, daß der Dimorphismus bei P. propagulifera zwar auch ursprünglich durch die gleiche Funktion wie bei L. proliferum hervorgebracht worden sei; nachträglich könnte dann die nicht so stark befestigte vegetative Vermehrungsweise wieder geschwächt worden und teilweise ausgefallen sein. Doch glaube ich, das wäre eine künstliche Deutung; denn die abweichende – allerdings oft nicht sehr wesentlich verschiedene — Ausbildung der Hüllblätter ist eine so allgemein verbreitete Erscheinung, daß sie auch zur Erklärung so stark abweichender Gestaltung wie bei Pottia propagulifera ausreicht. Man erklärt allerdings gewöhnlich die abweichende Gestalt der Hüllblätter ebenfalls als funktionell verursacht, d. h. im Zusammenhang mit dem Schutz der Sexualorgane und der Brutpflege entstanden und zweifellos stehen Funktion und Gestalt zueinander in Beziehung. Eine solche kann aber nur für die innersten, die Geschlechtsorgane und den Embryo umgebenden Hüllen in Betracht kommen. Die verschiedene Ausbildung der gesamten Blätter eines Sexualsprosses aber, wie bei P. propagulifera, ist auf diese Weise nicht zu erklären. Hier kommen wir um die Annahme eines sekundären Geschlechtsmerkmales wohl nicht herum.

Bei Leptodontium proliferum, wo die Differenzierung der Sexualsphäre nur unbedeutend ist, hat die besondere Stellung der Brutkörper an der Blattspitze durch Entwicklung der Rippe als Träger derselben eine Förderung des Dimorphismus zur Folge gehabt. Es ist also wohl zu unterscheiden zwischen dem schon ursprünglich vorhandenen Anteil von Sexual-Dimorphismus und dem durch Funktion neu erworbenen Funktions-Dimorphismus. Bei P. propagulifera dürfte dieser letztere ganz minimal sein.

Tortula serripungens Ltz. et C. Müll. **var. exesa** C. Müll.

Im Prodromus Bryologiae Argentinicae Pars I, Linnaea XLII, 1879, pag. 351 gibt C. Müller folgende Beschreibung der eigenartigen Varietät: „Folia grossius areolata, magis carnosa, fragilissima itaque ad marginem ruinoso-exesa, basi margine cellulis distinctius angustioribus veluti marginata . . . . Diese Varietät zeichnet sich durch die große Zerbrechlichkeit ihrer Blätter aus; sie ist so groß, daß sie sich schon bei den jüngsten der Blattrosette äußert und diesen Blättern durch die phantastisch-ruinenartige Zerfressenheit des Blattrandes, wobei schließlich nur die Rippe übrig bleibt, etwas Krauses gibt.“

Es ist auffallend, daß Correns in seiner großen Arbeit über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge diesen eigentümlichen Fall nicht erwähnt hat. Er zitiert zwar eine Anzahl südamerikanischer Tortula-Arten mit Bruchblättern aus Mitten, Musci austroamericani (l. c. pag. 78), doch handelt es sich bei der vorliegenden merkwürdigen Varietät nicht um einen weiteren Fall des gewöhnlichen Bruchblattypus, wie er den angeführten Arten T. decidua, bogotensis, Trianae und fragilis eignet, sondern um eine bisher noch nicht genauer beschriebene Mittelform zwischen Bruch- und Brutblatt. Dies geht aber auch aus der kurzen Beschreibung von C. Müller nicht mit genügender Schärfe hervor.

Es ist daher nicht überflüssig, auf diese, meines Wissens einzigartige Form etwas genauer einzugehen und sie zu den anderen schon bekannten Formen phyllogener Brutorgane in Beziehung zu setzen.

Was diese Varietät zunächst von allen Tortula-Arten mit Bruchblättern unterscheidet, ist die Eigenschaft, daß die Blattrippe an der Brüchigkeit des Blattgewebes nicht teilnimmt. Von der „ruinösen" Abstoßung von Blattstücken werden also nur Teile der Lamina betroffen. Aber auch hier handelt es sich nicht um ein regelloses Abbröckeln kleiner Stücke, wenigstens nicht der Anlage nach, sondern um eine ganz eigenartige Vorbereitung desselben in der Weise, daß der Blattrand durch sehr früh auftretende Wucherungen (ungleichmäßiges Flächen- und Randwachstum) in Zipfel und Lappen von unregelmäßig gekräuselter Form zerlegt wird (Fig. 4*b* und Fig. 5). Diese einzelnen Lappen werden nun mit dem Heranwachsen des Blattes nacheinander als eigene Brutorgane abgeworfen, so daß die an der Basis durch interkalares Wachstum sich vergrößernden Blätter noch nicht ausgewachsen sind, wenn schon an der Spitze große Teile der Lamina als Brutorgane abgestoßen sind. Infolgedessen trifft man reife Bruchblätter nur in zerstörtem Zustand an und meistens bleibt von ihnen schließlich nur die unversehrte Rippe stehen. Die letzten Stücke der Lamina scheinen im Gegensatz zu den zuerst abfallenden Randlappen infolge allgemeiner Brüchigkeit der Lamina, also unregelmäßig, zu zerbrechen. An den Lappen heben sich einzelne Zellen durch ihre Helligkeit und stärkere Lichtbrechung von den gewöhnlichen, dicht papillösen Laminazellen als Keimstücke der Rhizoidinitialen ab.

Diese Form von Brutorganen stellt nun in ihrer Differenzierung von besonderen, früh angelegten Lappen unzweifelhaft ein Mittelglied zwischen den gewöhnlichen Bruchblättern und den Brutblättern, wie sie von T. laevipila und T. pagorum bekannt geworden sind, dar und

rechtfertigt es, wenn ich hierfür einen eigenen Typus der Brutlappen aufstelle. Denn sie läßt sich unter keinen der bisher unterschiedenen Typen zwanglos subsummieren.

Als Brutkörper sind diese Laminaauswüchse ja unter keinen Umständen zu bezeichnen; für Bruchblätter fehlt ihnen die Eigenschaft der allgemeinen Brüchigkeit, Brutblätter aber lösen sich als Ganzes los. Es bleibt nur die Schaffung einer eigenen Bezeichnung, für die ich „Brutlappen“ vorschlage. Und zwar deswegen, um dadurch auszudrücken, daß der Lappen als Ganzes das Brutorgan darstellt.

Fig. 4*a—d*. Tortula serripungens C. M. *a* Habitusbild der f. genuina 1 : 1; *b* Blattrosette des Sproßscheitels der var. exesa C. M. mit Brutlappenblättern ca. 12 : 1; *c* zwei Blattspitzen der F. intermedia, Nr. 3478, 31 : 1; *d* ein Randlappen der F. intermedia 125 : 1; *e—f* Trichostomum fallax H; *e* Blattfragment 31 : 1; *f* Blattspitze 31 : 1; *g—h* Trichostomum syrrhopodontoides H. *g* Blattfragment 31 : 1; *h* Blattspitze 31 : 1.

Jeder Lappen bricht wie ein Brutblatt an seiner Basis ab. Diese Basis ist zuweilen im Verhältnis zur Flächenentwicklung des Lappens selbst schmal stielartig ausgebildet, wodurch natürlich eine Ablösung an dieser Stelle erleichtert wird. Dagegen läßt sich in dieser Trennzone nirgends wie bei den Brutblättern eine bestimmte Reihe von präformierten Trennzellen erkennen und hierin liegt auch einer der Gründe, diese Brutlappen in die Mitte zwischen Brutblätter und Bruchblätter zu stellen. Wäre eine besondere Trennschicht differenziert, so stände ihr Verhalten dem der Brutblätter wesentlich näher als dem der Bruchblätter.

Wir sind aber glücklicherweise nicht auf diese spekulativen Ableitungen angewiesen, um unseren neuen Typus mit den bisher bekannten Formen zu verknüpfen. T. serripungens bietet uns nämlich in ihrem Formenkreis selbst die Übergänge von Bruchblatt zum Brutlappentypus (Fig. 4*c* und *d*).

C. Müller schreibt denn auch ganz richtig: „Doch glaubte ich nicht hierauf [auf diese Lappenbildung] eine eigene Art gründen zu dürfen, da auch bei der außertropischen Form [das ist die F. genuina der T. serripungens von Cordoba] eine große Zerbrechlichkeit der Blätter stattfindet, wenn auch diese ruinenartige Abstoßung der Zellen nicht bei ihr bemerkt wird."

Bei der Nachprüfung meines eigenen, in Bolivien gesammelten Materials fand ich dies bestätigt; darüber hinaus aber beobachtete ich

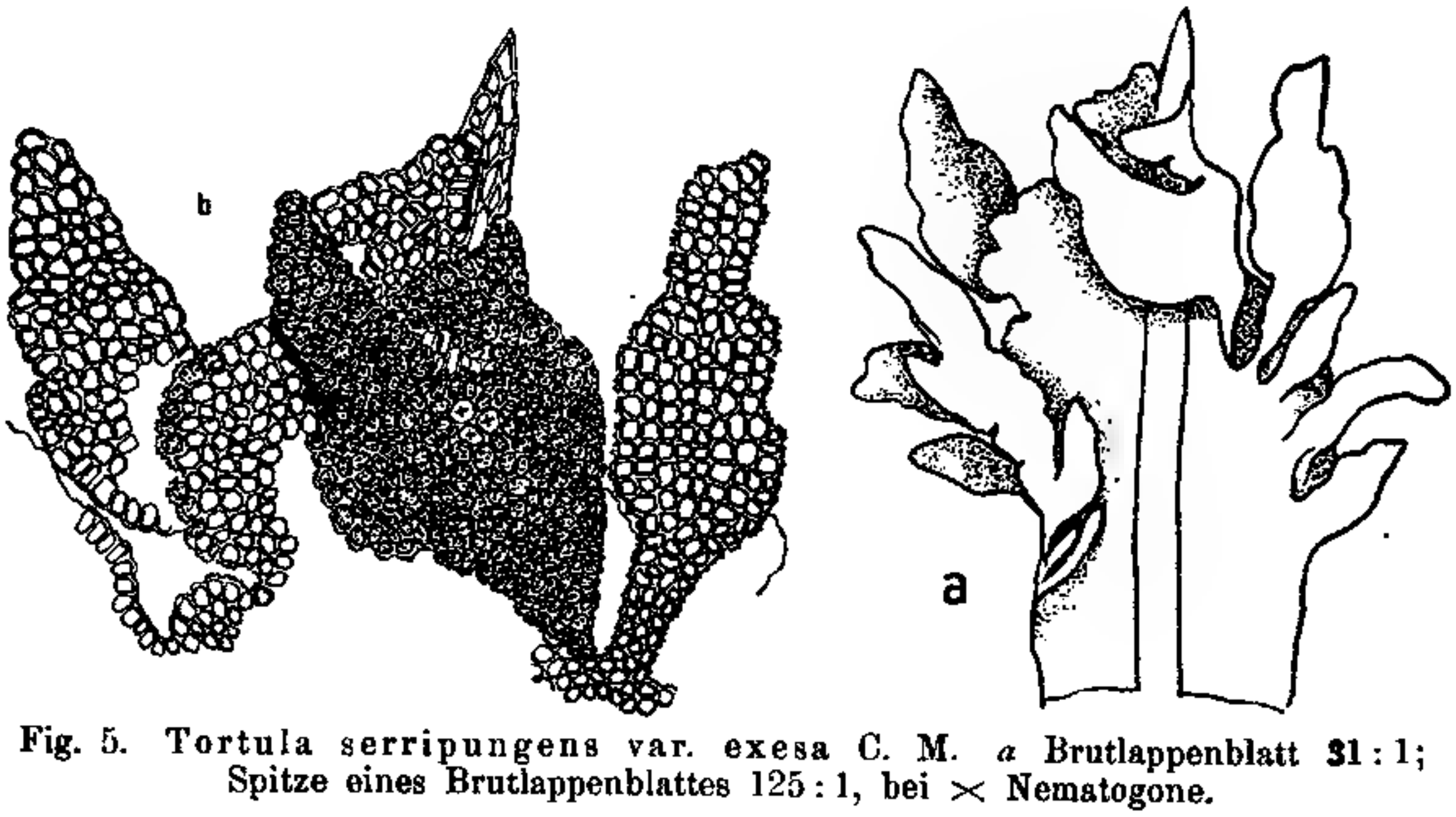


Fig. 5. Tortula serripungens var. exesa C. M. *a* Brutlappenblatt **31** : 1; Spitze eines Brutlappenblattes 125 : 1, bei $\times$ Nematogone.

eine Form (Nr. 3478 aus der Kordillere von St. Cruz), bei der auch noch am erwachsenen Blatt Lappenabschnitte zu erkennen sind und zwar in der Weise, daß der ganze obere Rand durch seichte Kerben in ziemlich regelmäßige, schwach ausgeprägte Lappen abgeteilt wird, die sich als Ganzes aus der Lamina loslösen, und zwar längs Rissen, die von den Einschnitten zwischen den Lappen ausgehen. Die einzelnen Lappen zeigen auch hier schon ein im Verhältnis zum Rand gefördertes Flächenwachstum, wodurch am unversehrten Blattrand eine leichte Wellung entseht, die einzelnen losgelösten Lappen aber flach schildartig aufgewölbt werden. Als Ganzes ausgebrochen, besitzen sie die Form von Sektorentrapezen, in denen die Anordnung der Zellreihen deutlich

auf ein selbständiges Wachstum der einzelnen Lappen hinweist (Fig. 4*d*). In der zuerst geschilderten extremen Form bei var. exesa ist nun diese Verselbständigung der einzelnen Randabschnitte schon in einem sehr frühen Stadium eingetreten und das radiale Wachstum offenbar gegenüber der Zellteilung in tangentialer Richtung gefördert worden, während die Teile in den Buchten dazwischen gänzlich zurückblieben. So entstanden dann jene merkwürdigen, völlig voneinander getrennten Lappen, wie wir sie oben kennen gelernt haben. Immerhin ist von den Eigenschaften des typischen Bruchblattes die Brüchigkeit der Rippe fast völlig verloren gegangen; nur in ganz seltenen Fällen sind abgebrochene Blattspitzen, also quer abgebrochene Rippen zu finden. Es ist daher nicht wahrscheinlich, daß der Typus des Brutlappenblattes aus dem des gewöhnlichen Bruchblattes hervorgegangen sei. Vielmehr dürfte bei T. serripungens ursprünglich nur eine ganz gleichmäßige Brüchigkeit der Lamina vorhanden gewesen sein, während die Rippe hierzu keine Neigung besaß. Daraus hat sich dann die Verselbständigung einzelner Blattabschnitte entwickelt, aus der sich schließlich durch sehr frühe Differenzierung und Wachstumsunterschiede zwischen Buchten und Vorsprüngen die Lappenbildung ergab.

Ähnliche Zwischenformen zwischen Bruchblatt und Brutlappenblatt kommen vor bei Barbula sinuosa, Trichostomum fallax und T. syrrhopodontoides. Merkwürdigerweise erwähnt Correns l. c. pag. 72 nichts von der Buchtung des Randes bei B. sinuosa, wo der Einriß, durch den sich einzelne Blattstücke abtrennen, immer von den einspringenden Winkeln zwischen den undeutlich abgesetzten Randlappen ausgeht. Fast übereinstimmend verhält sich Trichostomum syrrhopodontoides Herzog in msc. (Fig. 4*g* u. *h*), nur springen hier die Randlappen schon etwas deutlicher in die Augen, während sie bei T. fallax H. kaum angedeutet sind (Fig. 4*e* u. *f*), so daß also dieses letztere dem Bruchblattypus am nächsten steht. Bei allen diesen drei nimmt aber auch die Blattrippe an der Brüchigkeit teil und wird meistens in der Richtung des Randrisses durchgebrochen, doch ist auch häufig das Ausbrechen einzelner Randstücke, ohne daß die Rippe in Mitleidenschaft gezogen wird, zu beobachten. Angesichts der so großen Übereinstimmung in der Blattstruktur dieser drei Arten kann es kaum einem Zweifel unterliegen, daß der systematische Platz von Barbula sinuosa neben Trichostomum fallax und syrrhopodontoides ist, die ihrerseits sich wieder eng an T. cylindricum anschließen, und es ist nur merkwürdig, daß Limpricht trotz der auch von ihm erkannten Ähnlichkeit mit T. cylindricum auf Braithwaite's Auto-

rität hin das Moos bei Barbula unterbrachte. Nach dem oben Gesagten muß jedoch B. sinuosa nunmehr endgültig bei Trichostomum subg. Oxystegus eingereiht werden, wodurch der alte Lindbergsche Namen Trichostomum sinuosum wieder in Kraft tritt.

Eine den beschriebenen Randlappenbildungen ähnliche Zerklüftung des Blattrandes zeichnet auch die andine Gattung Rhexophyllum aus (s. Th. Herzog, Die Bryophyten meiner zweiten Reise durch Bolivia, Bibl. Bot., Heft 87, pag. 38).

Bartramia polytrichoides C. Müll.

Unter den zahlreichen Arten der Sektion Vaginella von Bartramia mit Bruchblättern, deren Typus die vielgestaltige B. fragilifolia C. M. darstellt, findet sich eine sehr merkwürdige Art, B. polytrichoides C. M., deren Beschreibung C. Müller in Linnaea, XXXVIII, 1874 gibt. Auch Correns nimmt von ihr (l. c. pag. 148) Notiz mit den Worten: „Ganz eigentümlich scheint sich B. (Pyridium) polytrichoides C. Müll. zu verhalten, deren systematische Stellung nicht ganz ausgemacht ist. Nur völlig steril bekannt, besitzt es an der Blattspitze ein capitulum anomalum deciduum pyriforme (C. Müller 74, pag. 597)."

Was nun die systematische Stellung dieses Mooses betrifft, so kann gar kein Zweifel darüber herrschen, daß es in die nächste Verwandtschaft von B. fragilifolia und B. potosica gehört. Daran ändert auch das merkwürdige „capitulum" nichts, auf welches eine eigene Sektion Pyridium zu begründen nach meiner Auffassung kein Anlaß vorliegt.

Biologisch aber ist dieses „capitulum" allerdings sehr bemerkenswert, schon weil das Vorkommen der einzige bekannte Fall seiner Art ist. Doch muß das C. Müller'sche Attribut „deciduum" eine unrichtige Vorstellung wecken, die hier zunächst richtig gestellt werden muß. Ich möchte nämlich lebhaft bezweifeln, daß C. Müller ein abgefallenes capitulum beobachtet hat, glaube vielmehr, daß nur seine Ausdrucksweise ungenau war. Schönes, von mir in der Quimzacruz-Kordillere gesammeltes Material zeigt nämlich ein durchaus anderes Verhalten, welches sich übrigens aufs beste aus der Zugehörigkeit des Mooses zur Fragilifolia-Gruppe ergibt. Die „capitula" sind nämlich durchaus nicht „decidua" sondern die langen, borstigen Blattspitzen, an deren Ende sie sitzen, sind brüchig und fallen genau so ab, wie bei B. fragilifolia und ihren Verwandten. Mit diesen abgebrochenen Blattspitzen bleiben die „capitula" dauernd verbunden und fallen also

nicht für sich allein ab (Fig. 6*a*). Natürlich kann die Bruchlinie einmal auch sehr nahe unterhalb des „capitulum“ verlaufen.

Betrachten wir diese auffallenden Zellkörper nun genauer, so zeigt sich, daß sie aus stark verkürzten und angeschwollenen, eckig vortretenden Zellen der Blattrippe gebildet werden und eigentlich besser streitkolbenförmig als birnförmig genannt würden (Fig. 6*b*). Als „capitula“ könnten sie nur bezeichnet werden, wenn es selbständige, vom Gewebe der Blattrippe gesonderte Gebilde wären, etwa wie Brutkörper, auf welche man nach der Beschreibung raten würde. Um solche handelt es sich aber nicht. Wohl dürfen wir sie dagegen als Speicherorgane betrachten, in denen für das Auswachsen der abfallenden Blattspitze wichtige Stoffe angehäuft werden. Sie stellen insofern eine wesentliche Vervollkommnung des vegetativen Vermehrungsapparates dar

Fig. 6. Bartramia polytrichoides C. M. *a* Sproßscheitel ca. 16 : 1; *b* „Capitulum“ 125 : 1.

Für das Verständnis der Entwicklungsgeschichte blattendständiger Brutkörper scheinen nun diese Wucherungen am freien Ende einer austretenden Blattrippe wertvolle Hinweise zu bieten. Denn es ist wohl keine allzu abseitige Vorstellung, daß bei einer solchen Anhäufung von Reservestoffen, wie sie offenbar diese Gebilde bei B. polytrichoides enthalten, ein Auswachsen der Oberflächenzellen stattfinden und dann aus diesen Brutkörper hervorgehen können. Der streitkolbenartige Haufen von Brutkörpern, wie wir ihn bei Leptodontium proliferum kennen gelernt haben und wie er auch bei anderen Moosen vorkommt, wäre dann als eine Weiterentwicklung des „capitulum“ von B. polytrichoides aufzufassen, wobei die Reservestoffe aus dem soliden Kern des Streitkolbens in die peripher angeordneten Brutkörper eingewandert wären. Während bei der Konstruktion von B. polytrichoides eine Verbreitung nur durch Abstoßen der Blattspitze erreicht wird, werden bei anderen die Brutkörper selbständig und lösen sich als Vermehrungskeime von der Blattspitze los. Wenn man nun auch die Vor-

stellung ablehnen wird, daß die blattendständigen Brutkörper auf diese Weise entstanden seien, so liegt doch für die beiden Formen als Gemeinsames eine Ansammlung von Reservestoffen in der äußersten Blattspitze vor, wodurch wir sicherlich berechtigt werden, beide Erscheinungen als Parallelbildungen in verschiedenen Entwicklungsreihen zu betrachten. Die Hintereinanderschaltung in der Weise, wie ich es getan habe und nach der man die Anschwellung der Rippenspitze von B. polytrichoides als eine niederere Entwicklungsstufe der blattendständigen Brutkörperbildung ansehen kann, ist natürlich eine rein gedankliche Konstruktion hat aber doch den Vorteil, das scheinbar isolierte Vorkommen eines so merkwürdigen Gebildes wie des „capitulum“ von B. polytrichoides an Bekanntes anknüpfen zu können.

Bemerkenswert ist, daß schon die jüngsten Entwicklungsstadien, ähnlich wie wir es auch für die Brutkörperköpfchen von Leptodontium proliferum gesehen haben, die Anlage des „Streitkolbens“ erkennen lassen.

Anschließend an die im Zusammenhang mit B. polytrichoides genannten Arten mit Bruchblättern seien noch ganz kurz ein par Bartramien erwähnt, bei welchen statt der Bruchblätter echte Brutblätter vorkommen. Hierher gehören B. defoliata C. M., B. defolians H. und Leiomela deciduifolia H. Ohne auf Einzelheiten, die hier nichts besonderes bieten, einzugehen, wäre lediglich die Tatsache hervorzuheben, daß hier ebenso wie bei Tortula in einem engeren Verwandtschaftskreis Brutblätter neben Bruchblättern vorkommen.

Kurz zusammengefaßt, ergibt sich aus dem Mitgeteilten folgendes:

1. Neue Formen der ungeschlechtlichen Reproduktion sind a) die chlorophyllreichen Brutfäden am Blattrand von Streptopogon heterophyllus, b) die Brutlappen bei Tortula serripungens, c) die streitkolbenförmigen Stoffspeicher an den abfallenden Blattgrannen von Bartramia polytrichoides.

2. Bemerkenswert ist der durch Übernahme reproduktiver Funktionen verursachte Dimorphismus der Blätter bei Leptodontium proliferum und Streptopogon heterophyllus. Die Beobachtungen bei Pottia propagulifera hingegen beweisen, daß auch schon ein sexueller Dimorphismus vorliegen kann, daß also diese auf verschiedenen Wegen induzierte Zweigestaltigkeit der Blätter jeweils auf ihre Herkunft geprüft werden muß.

3. Bei Tortula serripungens können wir die Herausbildung eigener Brutlappen, die in ihrer Differenzierung einen neuen Typ darstellen, auf ihrem Entwicklungsweg, vom einfach brüchigen Blatt

ausgehend, verfolgen und finden Parallelen hierzu in dem Verhalten von Trichostomum fallax, T. syrrhopodontoides und Barbula sinuosa, welch letztere nach ihren Eigenschaften als Trichostomum aus der Sektion Oxystegus erkannt wird.

4. Soweit das vorliegende Material zu urteilen gestattet, entwickeln sich die Brutknospen der Pottia propagulifera unmittelbar aus Brutkörpern, wobei eine Oberflächenzelle des Brutkörpers zur Scheitelzelle der Moosknospe wird.

5. Die Neigung, Reservestoffe am äußersten Ende einer zum Träger umgebildeten Blattrippe aufzuspeichern und der vegetativen Vermehrung dienstbar zu machen, finden wir in verschieden hoher Entwicklung in verschiedenen Gruppen. Immerhin läßt sich eine gewisse systematische Verwandtschaft derjenigen Vertreter, bei welchen eine besondere Form dieser Brutorgane wiederkehrt, nachweisen. So deuten z. B. die ähnlichen Verhältnisse bei Leptodontium, Streptopogon und Calymperes auf eine gewisse Verwandtschaft zwischen diesen Typen, die sich, soweit Leptodontium und Streptopogon in Betracht kommen, auch in der ähnlichen Richtung der Peristomentwicklung ausdrückt.

Bartramia polytrichoides zeigt mit der streitkolbenartigen Anschwellung ihrer abbrechenden Blattgranne eine ähnliche Erscheinung in einer gänzlich verschiedenen Entwicklungsreihe.

6. Das ausschließliche Vorkommen der Brutorgane von Leptodontium proliferum und Pottia propagulifera auf ♀ Sproßachsen und ihre ungestörte Entwicklung trotz eintretender Befruchtung und normaler Ausbildung des Sporogons (sowie die umgekehrte Beziehung) scheint der bisherigen Annahme einer gewissen Korrelation zwischen diesen beiden Reproduktionsarten zu widersprechen.

Die Entstehung der Brutorgane dürfte demnach auf inneren Anlässen beruhen, die nicht im Zusammenhang mit ihrer Ersatzfunktion für eine ausbleibende Befruchtung stehen kann. Dies zeigt schon ihre frühzeitige Anlage.

Wohl kann dagegen durch die Brutkörperbildung allmählich eine Unterdrückung der Sporengeneration eintreten. Der umgekehrte Fall ist wegen der zeitlichen Aufeinanderfolge, bei welcher die Anlage der Brutorgane der der Geschlechtsorgane vorangeht, ausgeschlossen.

Der tatsächlich häufig beobachtete Ersatz der Sporengeneration durch Brutorgane ist auf diese Weise besser zu erklären als durch die Annahme eines Einspringens vegetativer Keime für eine verlorengegangene Sporengeneration.

Daß die Brutkörperbildung hauptsächlich bei diözischen Moosen vorkommt, bietet meines Erachtens für diese Erklärung keine Schwierigkeiten. Viel schwerer wäre danach die unwiderlegliche Tatsache zu erklären, daß gerade in Gruppen, die fast ausschließlich diözisch sind, wie z. B. Polytrichum, eine Entwicklung von Brutkörpern so gut wie unbekannt ist. Ebenso müßte es auffallen, daß gerade eine Anzahl unserer am weitesten verbreiteten Moose, wie Thuidium abietinum, Entodon orthocarpus, Rhythidium rugosum und in den Alpen Didymodon giganteus, welche diözisch sind und äußerst selten fruchten, keine besonderen Einrichtungen zur vegetativen Vermehrung erkennen lassen.

Alles weist vielmehr darauf hin, daß die Brutorgane zu jenen in spielerischer Freiheit geschaffenen Organen gehören, die selbstverständlich ihre Funktion sehr schön zu erfüllen imstande sind, für die Erhaltung der Art jedoch keine ausschlaggebende Rolle zu spielen scheinen.

Untersuchungen über Osmose.

Von **C. van Wisselingh.**

Mit 14 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Osmotische Erscheinungen treten sowohl in der toten wie in der lebenden Natur auf. Der nachfolgenden Abhandlung liegt die Absicht zugrunde, zur Kenntnis der Rolle, welche die Osmose im Pflanzenreich spielt, beizutragen.

Nach Overton[1]) wurde die Osmose schon im Jahre 1748 von Nollet entdeckt, während ihre hohe physiologische Bedeutung im Jahre 1837 von Dutrochet[2]) erkannt wurde.

Im Jahre 1855 brachte Nägeli[3]) wichtige Tatsachen bezüglich der osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzenzellen ans Licht. Er wies nach, daß die Osmose im Pflanzenreich nicht von der Zellmembran, wie man bis dahin angenommen hatte, sondern vom lebenden Protoplasma beherrscht wird, und daß mit dem Tode des Protoplasmas die charakteristischen osmotischen Eigenschaften der Zellen verschwinden. Nägeli zeigte ferner, daß im Zellsaft gelöster Farbstoff, solange die Zelle lebt, weder aus der Zelle exosmiert, wenn man letztere in Wasser überführt, noch das Protoplasma färbt, während beides nach dem Tode des Protoplasmas stattfindet. Auch wies er nach, daß Rohrzucker und andere im Zellsaft gelöste Körper nach dem Tode des Plasmas aus der Zelle exosmieren. Die Zellmembran, welche während des Lebens gespannt ist, wird mit dem Absterben der Zelle schlaff. Endlich gab Nägeli eine Erklärung für jene Erscheinung, welche man Plasmolyse genannt hat. Er fand, daß eine Zucker- oder Salzlösung, deren Konzentration gerade noch hinreicht, um eine beginnende Plasmolyse hervorzurufen, denselben osmotischen Druck hat wie der Zellsaft.

---

1) E. Overton, Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellschaft in Zürich, 40. Jahrg., 1895, pag. 159.

2) Dutrochet, Sur l'endosmose, 1837.

3) C. Nägeli, Pflanzenphysiologische Untersuchungen, 1855.

Im Jahre 1873 veröffentlichte Pfeffer[1]) eine Abhandlung über Reizbarkeit der Pflanzen. Er zeigte den Zusammenhang zwischen den Reizbewegungen und der durch die Reizung hervorgerufenen plötzlichen Abnahme des osmotischen Druckes. Die Frage, durch welche Bedingungen die großen osmotischen Druckwirkungen in der lebenden Zelle hervorgebracht werden, wurde einige Jahre später, 1877, von Pfeffer[2]) gelöst. Die Steighöhen, welche Dutrochet, Graham und andere Forscher in osmometrischen Apparaten erzielt hatten, konnten die großen Druckwirkungen in den Pflanzen nicht erklären. Es besteht aber ein bedeutender Unterschied zwischen den in Osmometern benutzten Membranen und dem lebenden Protoplasma. Während diese Membranen Kristalloide leicht durchgehen lassen, ist das lebende Protoplasma für viele Kristalloide impermeabel. Nachdem M. Traube[3]) im Jahre 1864 gezeigt hatte, daß eine sogenannte Niederschlagsmembran, welche sich z. B. bildet, wenn man einen Tropfen Ferrocyankaliumlösung in eine Kupfersulfatlösung einführt, insofern mit dem Protoplasma übereinstimmt, daß sie zwar Wasser, aber keine Kristalloide durchgehen läßt, stellte Pfeffer Versuche mit präparierten Tonzellen an, d. h. mit porösen Zellen, in welchen man eine Niederschlagsmembran von Ferrocyankupfer hergestellt hat. Die Wände dieser Zellen waren für Wasser permeabel, aber für gelösten Rohrzucker und andere gelöste Kristalloide impermeabel. Mit Hilfe eines Manometers wurde der osmotische Druck bestimmt. Die Ergebnisse dieser Versuche waren derart, daß man sich nicht mehr über die hohen osmotischen Druckkräfte in den Pflanzen wundern brauchte.

Hugo de Vries[4]) benutzte die lebende Pflanzenzelle selbst als Osmometer, um die relativen Größen des osmotischen Druckes, welche die Lösungen verschiedener Körper ausüben, zu messen. De Vries benutzte für seine Versuche Pflanzenteile, deren Zellen, was den osmotischen Druck betraf, übereinstimmten. Die Präparate wurden in Lösungen von verschiedenen Stoffen und von verschiedenen Konzentrationen gebracht. Festgestellt wurde, welche Konzentrationen noch gerade eine

1) Pfeffer, Untersuchungen über Reizbarkeit der Pflanzen. Physiologische Untersuchungen, 1873.

2) Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877, pag. 110.

3) M. Traube, Zentralbl. f. mediz. Wissensch. 1864, pag. 609; 1866, pag. 97 u. 113. Arch. f. Physiol. 1867, pag. 87 u. 129.

4) Hugo de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Bot. 1884, Bd. XIV, pag 427. Osmotische Versuche mit lebenden Membranen. Zeitschr. f. physik. Chemie 1888, Bd. II, pag. 415. Isotonische Koeffizienten einiger Salze, 1889, l. c. Bd. III, pag. 103.

beginnende Plasmolyse hervorriefen. Die Lösungen der verschiedenen Körper, welche diese zeigten und offenbar denselben osmotischen Druck ausübten, hat de Vries isotonische Lösungen genannt. Die von de Vries erfundene Methode erschloß ein fruchtbares Feld für physiologische Untersuchungen, auf dem er selbst mit großem Erfolg gearbeitet hat. De Vries wies den Zusammenhang zwischen Molekulargewicht und osmotischem Druck nach.

Gestützt auf die Untersuchungen von Pfeffer und de Vries entwickelte van 'tHoff[1]) seine Theorie der Lösungen, nach welcher der osmotische Druck einer Lösung dem Druck entspricht, welchen die gelöste Substanz als Gas oder Dampf im gleichen Volumen und bei derselben Temperatur ausüben würde. Der osmotische Druck ist deshalb um so größer, je stärker die Konzentration und je höher die Temperatur ist. Nach der Theorie von van 'tHoff müssen in Lösungen von gleichem osmotischem Druck, in sogenannten isotonischen Lösungen, die Mengen der aufgelösten Stoffe sich wie ihre Molekulargewichte verhalten. Darauf gestützt, konnte de Vries mit Hilfe seiner plasmolytischen Methode das Molekulargewicht der Raffinose bestimmen, worüber die Meinungen der Chemiker auseinandergingen.

Was die kinetische Theorie des osmotischen Druckes betrifft, so muß man beachten, daß sie, streng genommen, nur für verdünnte Lösungen gilt. Konzentrierte Lösungen verhalten sich abweichend von den Gasgesetzen. Der osmotische Druck ist bei konzentrierten Lösungen größer, als er nach der Theorie sein sollte. Statt bestimmte Mengen Substanz in Wasser aufzulösen und die so erhaltenen Lösungen bis zu einem Volumen von einem Liter zu verdünnen, kann man die gleichen Mengen Substanz auch einem Liter Wasser zusetzen. Experimentiert man mit Lösungen, die man auf letztere Weise bereitet hat, dann zeigt sich, daß das Verhältnis zwischen den Mengen gelöster Substanz in den isotonischen Lösungen und den Molekulargewichten genauer ist. Man muß hierbei beachten, daß zwar zwischen dem Verhalten der Gase und den Erscheinungen der Lösungen eine weitgehende Analogie besteht, daß man aber beide nicht als identisch betrachten darf, und deswegen ist es besser, bei der Herstellung von Lösungen nicht streng an dem Volumen der Lösungen festzuhalten, sondern den Einfluß, welchen die verschiedenen Mengen der chemischen Körper auf eine gleiche Menge Wasser ausüben, zu studieren.

---

1) J. H. van 'tHoff, Die Rolle des osmotischen Druckes in der Analogie zwischen Lösungen und Gasen. Zeitschr. f. physik. Chemie 1887, Bd. I, pag. 481.

Mit van 'tHoffs kinetischer Theorie der Lösungen, so fruchtbar und sinnreich sie auch ist, waren andere Forscher doch nicht immer einverstanden. Lothar Meyer[1]) und J. Traube[2]) haben Einwendungen gegen dieselbe erhoben. Mit Recht lehnten diese Forscher die Annahme ab, daß nur der gelöste Stoff Druck auf die semipermeabele Wand ausübe.

Der osmotische Druck mancher Lösungen, z. B. Salzlösungen, ist größer, als man auf Grund des Molekulargewichtes erwarten sollte. Auch dies wurde in sehr viel Fällen von Hugo de Vries festgestellt. Ähnliche Abweichungen fand Raoult bei der Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung. Die Gefrierpunktserniedrigung war in Fällen, bei denen der osmotische Druck größer war, als man auf Grund des Molekulargewichts hätte erwarten sollen, ebenfalls größer. Die Abweichungen stimmen miteinander überein, so daß man aus dem osmotischen Druck die Gefrierpunktserniedrigung und aus der Gefrierpunktserniedrigung den osmotischen Druck berechnen kann. Es zeigte sich ferner, das, was für die Gefrierpunktserniedrigung galt, auch für die Siedepunktserhöhung zutraf. Die Abweichungen müssen offenbar dieselbe Ursache. haben. Auch zeigte es sich, daß die obengenannten Abweichungen mit dem Wert des elektrolytischen Leitungsvermögens der Lösungen zusammenhängen, was Arrhenius[3]) durch die Annahme erklärt hat, daß die Moleküle der in Wasser gelösten Stoffe, deren Lösungen die Elektrizität leiten, mehr oder weniger in Ionen gespalten sind, wie dies z. B. bei in Wasser gelösten Salzen der Fall ist. Hierdurch waren viele analoge Erscheinungen miteinander in Zusammenhang gebracht und erklärt, so auch die Abweichungen des osmotischen Druckes, welche Lösungen von Salzen und anderen Stoffen zeigen.

Ich bemerke hierbei, daß ich im Obigen nur solche Fälle im Auge gehabt habe, bei welchen die Plasmawand, die sogenannte semipermeabele Wand, nur Wasser und nicht die in demselben gelösten Stoffe durchgehen läßt. Man hat aber eine Reihe Körper entdeckt, für welche das Plasma permeabel ist. Klebs[4]) fand, daß Glyzerin das Plasma passiert und de Vries konnte dasselbe für Ureum feststellen. Stoffe, welche

---

1) Lothar Meyer, Über das Wesen des osmotischen Druckes. Zeitschr. f. physik. Chemie 1890, Bd. V, pag. 23.

2) J. Traube, Theorie der Osmose und Narkose. Arch. f. gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere 1904, Bd. CV, pag. 541.

3) Svante Arrhenius, Über die Dissoziation der in Wasser gelösten Stoffe. Zeitschr. f. physik. Chemie 1887, Bd. I, pag. 631.

4) G. Klebs, Berichte der Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. V, pag. 187.

das Plasma sehr schnell durchgehen läßt, können keine Plasmolyse hervorbringen; Stoffe, welche weniger schnell durch die Plamashaut hindurchdringen, vermögen zwar noch die Pflanzenzellen zu plasmolysieren, aber nach einiger Zeit verschwindet die Zusammenziehung des Protoplasten wieder und legt er sich wieder an die Zellwand an.

Overton[1]) hat die Permeabilität sehr eingehend untersucht und gefunden, daß die Körper alle möglichen Übergänge zeigen. Einige läßt das Plasma schnell durchgehen, andere nicht oder nur unmerklich. Overton hat die verschiedene Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Körper mit ihrer chemischen Natur und ihrer Löslichkeit in Zusammenhang gebracht. Alle Stoffe, welche in fettem Öl leicht löslich sind, läßt das Protoplasma schnell durchgehen, während es für Körper, die sich in jenem nicht auflösen, sehr wenig oder nicht merklich permeabel ist. Diese Beobachtung bildete den Ausgangspunkt für Overtons Lipoidtheorie, durch welche er die verschiedenen Grade der Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Stoffe zu erklären suchte.

J. Traube[2]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß zwischen der Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Stoffe und deren Einfluß auf die Oberflächenspannung von Wasser gegen Luft ein weitgehender Parallelismus besteht. Hierauf hat Traube seine Haftdrucktheorie gegründet. Nach Traube ist die Oberflächenaktivität der Hauptsache nach der wirkende Faktor beim Übertritt der Stoffe in die Zellen.

Sowohl die Lipoidtheorie wie die Haftdrucktheorie haben Anerkennung gefunden, aber gegen beide sind auch Einwendungen erhoben worden. Keine von beiden genügt, um alle Erscheinungen der Permeabilität, die der lebende Protoplast zeigt, auf vollkommen befriedigende Weise zu erklären. Völlig unerklärt ist auch noch die Veränderung, die der Protoplast beim Sterben erleidet, wobei er für viele Körper permeabel wird, für welche er beim Leben nicht permeabel ist. Bei der Unzulänglichkeit der Erklärungen muß man beachten, daß die künstlichen semipermeabelen Wände, die man mittels verschiedener

---

1) E. Overton, Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle, l. c. Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. Zeitschr. f. physik. Chemie 1897, Bd. XXII, pag. 189. Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Vierteljahrsschr. der Naturf. Gesellsch. in Zürich 1899, 24. Jahrg., pag. 188. Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. Arch. f. d. gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere 1904, Bd. CV, pag. 176 und 1902, Bd. XCII, pag. 115.

2) J. Traube, Theorie der Osmose und Narkose, l. c.

sinnreicher Methoden hergestellt hat, sich noch recht sehr von der lebenden Plasmawand unterscheiden, welche flüssig und beweglich ist, im Gegensatz zu den künstlichen semipermeabelen Wänden, die, wie eine Pfeffersche Zelle, fest und unbeweglich oder nur elastisch sind.

Wenn es auch schwer ist, zur Kenntnis der osmotischen Erscheinungen und der semipermeabelen Wände, besonders der Plasmawände, durchzudringen, so steht es doch schon lange fest, daß die Osmose und die semipermabelen Wände eine sehr große Rolle in der lebenden Natur spielen. Bei der Behandlung der physikalischen Chemie der Zelle und der Gewebe wird der Osmose und den semipermeabelen Wänden der wichtigste Platz eingeräumt und die größte Bedeutung beigelegt und noch immer sind sie ein sehr fruchtbares Feld für wissenschaftliche Forschung. Vor einiger Zeit, als ich mit einer Untersuchung über die Samenschale beschäftigt war und die Samen der Lythraceen mir in die Hände kamen, fand ich dies bestätigt. Die merkwürdigen Epidermiszellen dieser Samen veranlaßten mich zu einer ausführlichen Untersuchung.

Unsere gegenwärtige Kenntnis der Epidermiszellen der Samen der Lythraceen.

Die Samen der Lythraceen zeigen beim Befeuchten mit Wasser eine eigentümliche Erscheinung. Die Samen sind ziemlich glatt; wenn sie aber einige Zeit, z. B. eine Stunde in Wasser gelegen haben, sind sie mit einem Filz von Haaren bedeckt. Alle Lythraceen zeigen diese Erscheinung, aber bei dem einen Geschlecht tritt sie stärker und komplizierter auf als bei dem anderen. Bei Heimia und Nesaea sind die Haare sehr kurz und von ziemlich einfacher Struktur; bei Cuphea sind sie sehr lang und von sehr komplizierter Struktur, und hiermit hängt es zusammen, daß die Bildung der Haare auf der Oberhaut der Samen einen sehr komplizierten Prozeß bildet.

Die Erscheinung wurde nach Köhne zuerst von Kiärskou[1]) bei Peplis und Lythrum bemerkt. Später, in den Jahren 1878 und 1885 ist sie von Köhne[2]) beschrieben worden. Köhne tritt der Meinung anderer Forscher entgegen, nach welcher es sich vielleicht um ein Heraustreten von Spiralfasern aus den Epidermiszellen handeln könnte, und erklärt, daß eine wirkliche Haarbildung vorliegt. Er gibt einige Betrachtungen über den Zweck der Haarbildung und behauptet,

1) Kiärskou, Willkomm et Lange, Prod. fl. Hisp., Vol. III, pag. 175.

2) E. Köhne, Bot. Ztg. 1878, 36. Jahrg., Nr. 42, pag. 667 und Bot. Jahrb. f. Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 1885, Bd. VI, pag. 33.

daß die Erscheinung kein Lebensprozeß sei, weil die Erscheinung auch in siedendem Wasser stattfindet und also auf eine bloße Quellungserscheinung toten organischen Stoffes zurückzuführen sei.

Im Jahre 1885 gab Klebs[1]) eine Beschreibung der Erscheinung bei Cuphea, welche durch gute Abbildungen erläutert ist. Er erwähnt die vielfach gewundenen, zusammengefalteten Haare, welche in den Epidermiszellen an der Innenfläche der Außenwand festsitzen, und das Hervorstülpen beim Befeuchten mit Wasser, was nach ihm in einer noch nicht aufgeklärten Weise stattfindet. Weiter teilt Klebs mit, daß sich in den Haaren Flüssigkeit befindet, in welcher Körnchen schwimmen, und daß die Oberfläche der Haare schleimig ist, so daß Erdteilchen an derselben haften bleiben.

Im Jahre 1889 teilte Brandza[2]) seine Beobachtungen bei den Samen von Cuphea mit. Er erwähnt, daß jede der Epidermiszellen einen Spiralfaden enthalte, der an der Außenwand befestigt sei und sich beim Befeuchten mit Wasser entrolle und danach verschleime.

Einige Jahre später, im Jahre 1893, erschien eine interessante Arbeit über die Erscheinung bei Cuphea von Correns[3]). Dieser Forscher macht auf eine Reihe Einzelkeiten aufmerksam, unter anderem auf das Vorkommen einer Korklamelle bei den Haaren. Nach Correns ist die Innenlamelle der Epidermiszellen und die Hautschicht der Haare verkorkt. Diese Folgerung gründet sich auf die Färbungen mit Chlorzinkjod, Jod und Schwefelsäure, Kalilauge, Alkannatinktur und Cyanin und auf die Resistenz gegen Schwefelsäure. Auch erwähnt er die Substanz, welche die noch nicht aus den Epidermiszellen hervorgekommenen Haare ausfüllt und von ihm Füllmasse genannt wird, und die Substanz, welche sich zwischen den Schlingen und Windungen der Haare in der Zelle befindet, Körnchen als Plasmareste enthält und, wo der Same rot gesprenkelt erscheint, rot gefärbt ist. Weiter macht er auf die im Wasser eintretende Längenzunahme der aus angeschnittenen Zellen isolierten Stücke von Haaren aufmerksam und auf die Verquellung der in den Epidermiszellen sich befindende Substanz bei Wasserzutritt. Was das Austreten der Haare aus den Epidermiszellen betrifft, so be-

---

1) G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübungen, 1885, Bd. I, Heft 4, pag. 536.

2) M. Brandza, Sur l'anatomie et le développement des téguments de la graine chez les géraniacées, lythrariées et oenothérées. Bull. de la Soc. bot. de France 1889, T. XXXVI^{e}, 2^{e} sér., T. XI^{e}, pag. 417.

3) C. Correns, Über die Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1892, Bd. X, pag. 143.

schreibt Correns das Durchbrechen der Außenwand mit der Cuticula, die Umstülpung der Hautschicht der Haare, die mit einem Ruck stattfindende Umstülpung ihrer Spitzen, welche sich zu Blasen aufblähen, die Ansammlung der obenerwähnten Körnchen in den Spitzen der Haare, die ungefähr fünffache Verlängerung der Haare, mit welcher die Umstülpung verbunden ist, und die Verkürzung und das Kollabieren der Haare nach der vollendeten Umstülpung, was nach Correns mit einer Abnahme des Turgors zusammenhängt. Er erwähnt, daß die Füllmasse sich auf die Außenseite des sich umstülpenden Haares verteilt und mehr oder weniger verquillt; nach der Umstülpung beobachtet man rings um das Haar herum eine Spirale und nicht selten wurstförmige Protuberanzen an demselben. Auch erwähnt Correns, daß die Wärme die Umstülpung beschleunigt.

Was die Ursache der Umstülpung betrifft, so kommt Correns zu dem Schluß, daß die Erscheinung nicht an das Leben der Epidermiszellen gebunden sei. Samen die tagelang in Alkohol gelegen hatten, zeigten beim Befeuchten mit Wasser noch die Erscheinung. Correns schließt sich der Meinung Köhnes an, daß die Erscheinung rein physikalischer Natur und nur ein einfacher Quellungsvorgang sei. Die Umstülpung nach Befeuchten mit Wasser wird nach Correns durch die Quellung der Substanz in den Epidermiszellen verursacht, während die Quellung der Haare, besonders der Füllmasse, überdies zum Eintritt des Prozesses beitrage. Als Correns die Haare durchschnitt, hörte die Umstülpung plötzlich auf. Dieser Versuch beweist nach seiner Auffassung deutlich, daß die treibende Kraft der Umstülpung nicht in den Haaren selbst, sondern in dem Inhalt der Epidermiszellen ihren Sitz habe.

Bemerkenswert ist noch die Erklärung, die Correns von der Ansammlung der Körnchen in der Spitze des Haares gibt. Nach ihm wandelt die quellbare Substanz in den Epidermiszellen sich schließlich in lösliche um und passiert an der Spitze die Membran. Der innere Druck in den Haaren nimmt demzufolge ab, was die Zusammenziehung der Haare veranlaßt.

Schließlich erschien im Jahre 1893 noch eine interessante Arbeit von Grütter[1]) über die Schleimhaare der Lythraceen. Dieser beschreibt von mehreren Geschlechtern den Bau der Epidermiszellen. Was Cuphea betrifft, so kommt er der Hauptsache nach zu denselben Resultaten wie Correns. Er hält es aber für fraglich, ob bei den

1) W. Grütter, Über den Bau und die Entwicklung der Samenschalen einiger Lythraceen. Bot. Ztg. 1893, 51. Jahrg., 1. Abt., pag. 1.

Epidermiszellen und Haaren eine Korklamelle anwesend sei. Was die Ausstülpung der Haare betrifft, welche er besonders bei Lythrum und Cuphea studiert hat, so kommt auch er zu ungefähr denselben Folgerungen wie Correns. Grütter legt aber etwas mehr Gewicht auf die Wirkung der Füllmasse des Haares, deren Quellung nach ihm die einzige und alleinige Ursache des Reißens der Außenwand ist. Danach erst beginne die Wirksamkeit der Substanz, welche das Zellumen ausfüllt. Auch macht er auf die rotierende Bewegung der aus dem Haare hervortretenden Füllmasse aufmerksam. Die Verlängerung hat nach seiner Auffassung ihre Ursache in der Umstülpung und der darauf folgenden Streckung, welche veranlaßt, daß das umgestülpte Haar noch acht- bis zehnmal länger wird. Nach Grütter hat die Erscheinung bei Lythrum viel Ähnlichkeit mit der von Cuphea, ist aber einfacher. Die Haare zeigen dort keine schraubenförmige Windung und im Zusammenhang damit findet keine Streckung statt.

Bei Cuphea und Lythrum hat Grütter auch die Entwicklung der Schleimhaare studiert. Dieses Studium veranlaßt ihn, auf die Verschleimung der Füllmasse in den Haaren aufmerksam zu machen. Ohne diese Verschleimung würden die Haare nicht aus den Epidermiszellen hervortreten können. Wie Köhne und Correns ist auch Grütter der Meinung, daß die Umstülpung der Haare nichts anderes sei als eine Quellungserscheinung von totem, organischem Stoff und kein Lebensprozeß, was nach Grütter nicht nur aus der Tatsache hervorgeht, daß die Haare in siedendem Wasser austreten, sondern auch aus der Abwesenheit von Protoplasma in den Epidermiszellen. Schließlich erwähnt Grütter noch, daß nach längerem Verweilen der Samen in Alkohol nach Befeuchten mit Wasser und selbst in siedendem Wasser die Umstülpung der Haare nicht mehr stattfindet. Grütter wagt sich, wie er selbst sagt, nicht an den Versuch einer Erklärung dieser Tatsache.

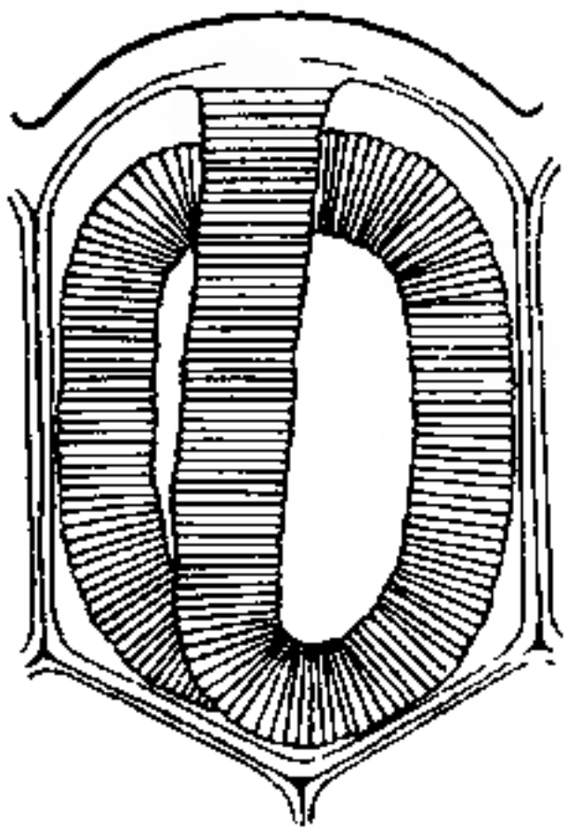
Das Interessanteste beim Studium der Samenepidermis der Lythraceen ist gewiß die Beantwortung der Frage, auf welche Weise die Umstülpung der Haare verursacht wird. Wie oben erwähnt, sind die drei Forscher, die versucht haben, diese Frage zu lösen, darin einig, daß nach ihrer Ansicht die Umstülpung nicht von dem Leben der Epidermiszellen abhänge und nichts anderes als ein Quellungsvorgang sei. Als ich selbst die merkwürdige Erscheinung zum ersten Male bei Cuphea lanceolata beobachtete, kam bald der Gedanke bei mir auf, daß sie eine osmotische Erscheinung wäre, die, wie andere in der Natur beobachtete Prozesse, vom Leben abhängig sei. Als ich die Literatur über die Samen der Lythraceen nachschlug und sah, daß andere Forscher

zu einer ganz anderen Ansicht gekommen waren, und dabei entdeckte, daß für mehrere Beobachtungen, die auf die Erscheinung Beziehung hatten, bisher noch keine befriedigende Erklärung gefunden worden war, wie z. B. für die Wirkung des Alkohols auf die Epidermiszellen, erwachte bei mir die Lust, die Erscheinung näher zu studieren. In dieser Publikation habe ich mich auf die Behandlung der von mir bei Cuphea lanceolata angestellten Versuche beschränkt.

Der Bau der Epidermiszellen der Samen von Cuphea lanceolata.

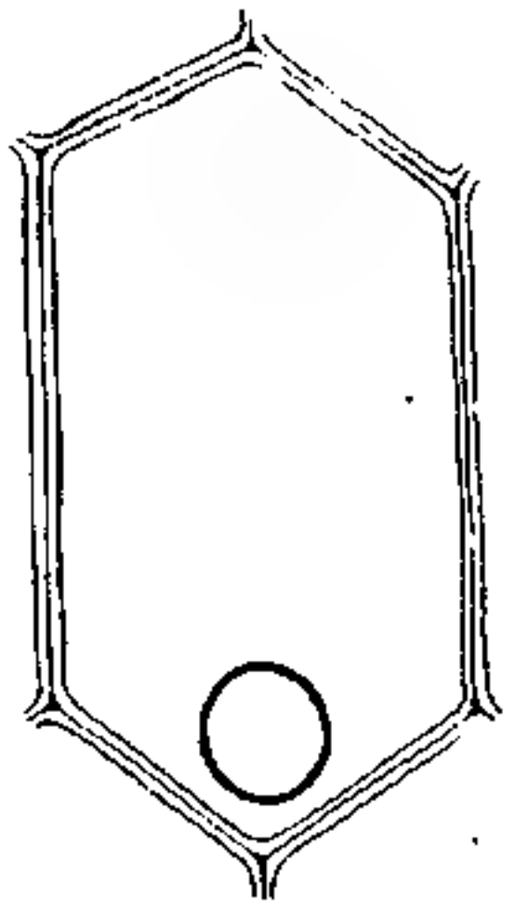
Bei Cuphea lanceolata besteht die Epidermis des Samens aus einer Schicht von großen aneinander anschließenden Zellen (Fig. 1 und 2). Ihre Außenwand hat die Form eines Vieleckes. Sie ist ein wenig gewölbt; die konvexe Seite ist nach außen gewendet. Die Oberfläche des Samens scheint in eine Anzahl Vielecke, meist Sechsecke, geteilt zu

1



Epidermiszelle im Durchschnitt.

2



Epidermiszelle von der Oberfläche aus gesehen.

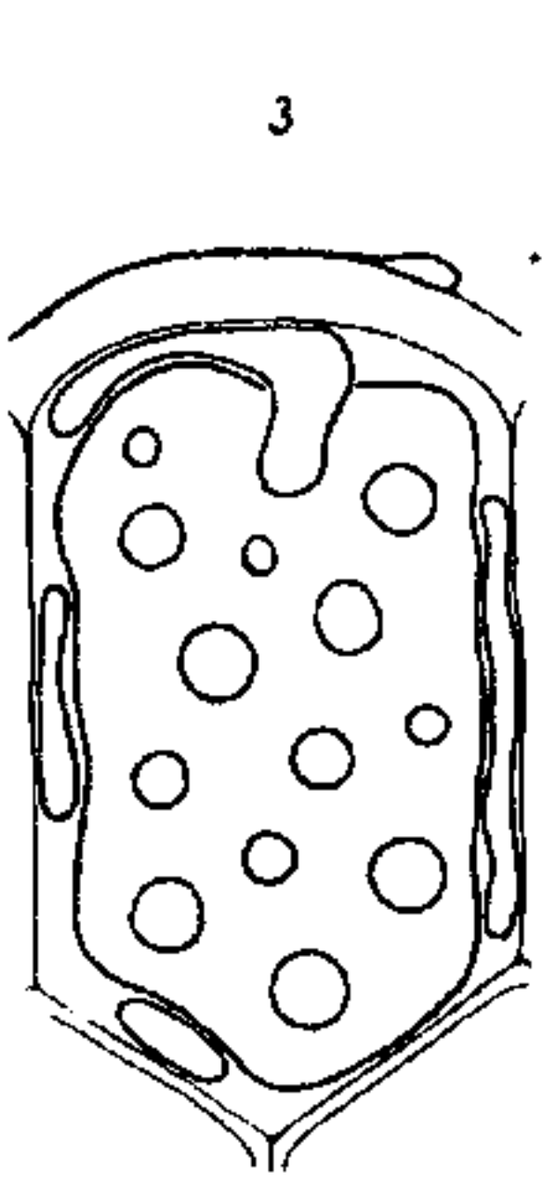
sein. Bei sieben Zellen bestimmte ich die Dimensionen und fand im Durchschnitt für die Länge 44 μ, für die Breite 25 μ und für die Höhe 48 μ. Die Außenwand ist etwas dicker als die anderen Wände. An der Innenseite der Außenwand, oft in eine der Ecken, ist ein sehr langes fadenförmiges Anhängsel befestigt, das man mit Recht ein inneres Haar nennen kann. Das fadenförmige Anhängsel ist stark gewunden und füllt einen bedeutenden Teil des Zellumens aus. Es hat die Form einer Schraube mit kurzen Windungen. Die Außenwand ist mit einer Cuticula bedeckt, die man mit verschiedenen Reagenzien, wie Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure, Kaliumchlorat und Salpetersäure, Chromsäure und Kalilauge, anweisen kann. Durch Jodjodkaliumlösung

und Schwefelsäure von $66^1/_2$ % wird sie gelb gefärbt, während die darunterliegende zellulosehaltige Zellwandschicht blau gefärbt wird. Nach anhaltendem Erwärmen mit Kaliumchlorat und Salpetersäure schmilzt sie zu Kugeln zusammen. Der Chromsäure leistet sie Widerstand und dasselbe gilt für siedend heiße 50 %ige Kalilauge. Die zellulosehaltige Schicht geht allmählich in die Füllmasse des Haares über, das an der Innenseite der Außenwand festsitzt. Bemerkenswert ist die große Übereinstimmung, welche die Wand der Epidermiszellen mit der Korkzellwand, den Wänden der Endodermiszellen und mit den Wänden von ätherisches Öl enthaltenden Zellen zeigt, kurz mit verkorkten Zellwänden oder, genauer gesagt, mit Wänden, die eine Korklamelle (Suberinlamelle) enthalten.

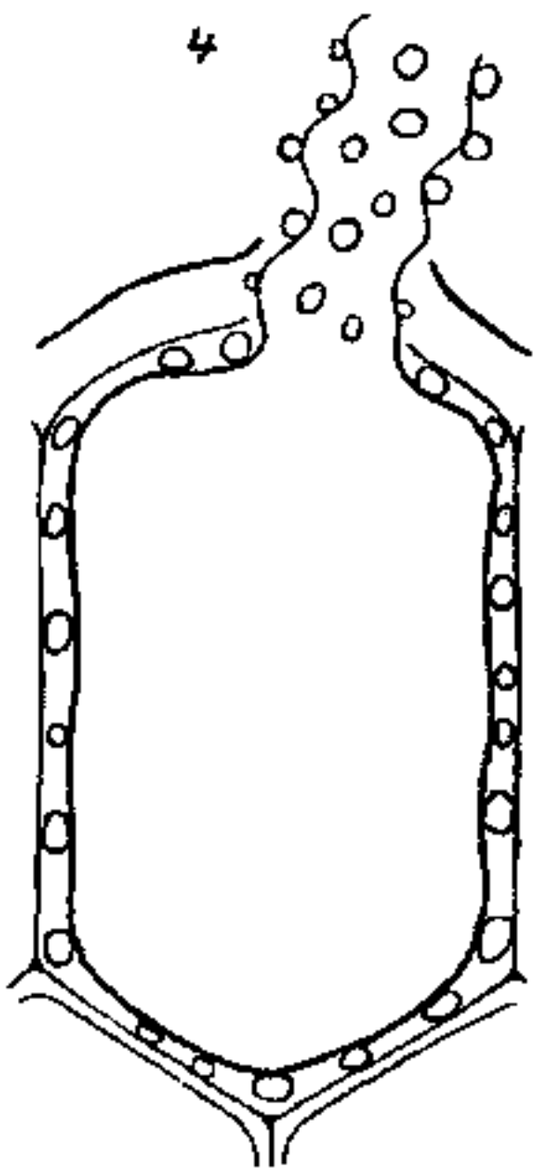
Wie bei der Korkzellwand kann man bei den Epidermiszellen des Samens von Cuphea eine verholzte Wand (Mittellamelle), Korklamelle (Suberinlamelle) und eine zellulosehaltige Schicht (Zelluloseschlauch) unterscheiden. Die verholzte Lamelle ist dünn; sie umgibt die ganze Zelle. In der Außenwand grenzt sie an die obengenannte zellulosehaltige Schicht und bei der Innenwand an die zellulosehaltigen Wände der subepidermalen Zellen. Zwischen den Epidermiszellen entspricht sie vollkommen der verholzten Mittellamelle der Korkzellen. Daß die Lamelle verholzt ist, schließe ich daraus, daß sie durch Phlorogluzin und Salzsäure rot gefärbt wird und daß sie dem Erwärmen mit 50 %iger Kalilauge Widerstand leistet. Nach der Behandlung mit Kalilauge kann man sie mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure als gelb gefärbte Zellwandschicht nachweisen. Die vorhergehende Erwärmung mit Kalilauge dient dazu, sie von einer Korklamelle, welche dadurch verseift wird, zu unterscheiden. Wenn man aus der Mittellamelle den Holzstoff entfernt hat, z. B. mittelst verdünnter Chromsäure, so wird sie durch Jod und Schwefelsäure blau gefärbt, was beweist, daß sie auch Zellulose enthält.

Innerhalb der verholzten Wand befindet sich die Korklamelle welche ebenfalls sehr dünn ist. Dieselbe ist von Correns durch Anwendung von Jodreagenzien, Kalilauge, Schwefelsäure und Farbstoffen nachgewiesen. Das Vorkommen einer Korklamelle habe ich bestätigen können, aber bei ihrer Nachweisung habe ich vorzugsweise die drei schon von von Höhnel empfohlenen Reagenzien benutzt, die ich noch immer als die sichersten und meist spezifischen betrachte, um Verkorkung oder Kutikularisierung nachzuweisen, nämlich Kaliumchlorat und Salpetersäure, Chromsäure und Kalilauge. Beim Erwärmen mit Kaliumchlorat und Salpetersäure schmilzt die dünne Korklamelle der Epidermis-

zellen der Cuphea-Samen zu Kugeln zusammen (Fig. 3); der Chromsäure leistet sie Widerstand, während übrigens mit Ausnahme der Cuticula die ganze Epidermis aufgelöst wird; durch Erwärmen mit 50 %iger Kalilauge erleidet die Korklamelle eine Zersetzung, eine Verseifung; die Verseifungsprodukte, die zahlreiche kugelförmige Massen bilden (Fig. 4), sind in Wasser löslich; wenn man die Präparate mit Wasser auswäscht und mit verschiedenen Reagenzien untersucht, zeigt es sich, daß die Korklamelle aus der Wand verschwunden ist. Wenn man Durchschnitte auf mehr als 300° in Glyzerin erhitzt, so erleidet die Korklamelle eine Zersetzung und geht aus der Untersuchung mit den obengenannten Reagenzien hervor, daß sie während der Erhitzung aus der Zellwand verschwindet.



Epidermiszelle nach Erhitzung mit Kaliumchlorat und Salpetersäure.

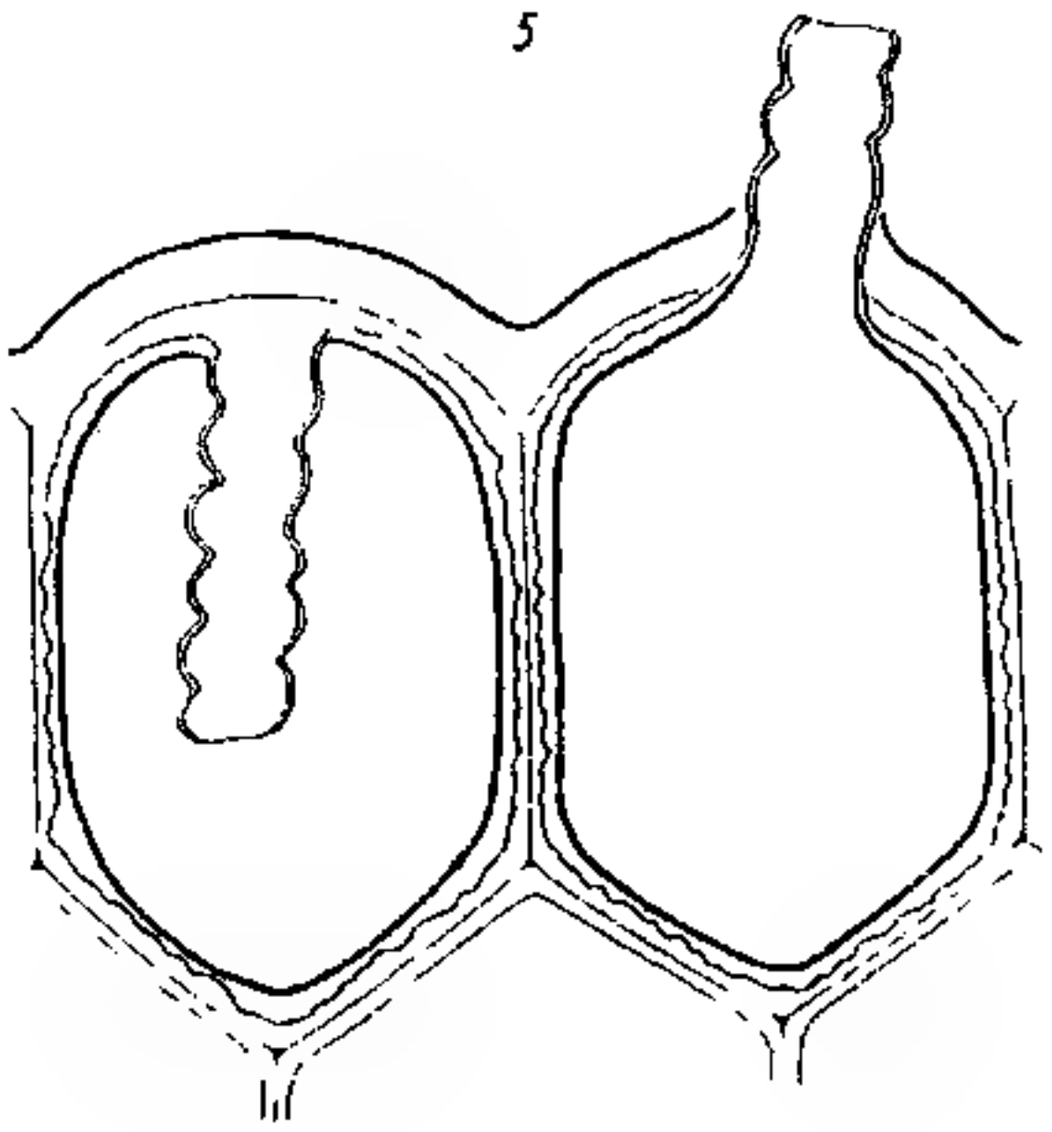


Epidermiszelle nach Erwärmung mit 50 %iger Kalilauge.

Innerhalb der Korklamelle befindet sich noch eine dünne Zellwandschicht, in welcher ich sehr deutlich Zellulose nachweisen konnte. Nach Erwärmen in 50 %iger Kalilauge oder nach Erhitzen auf mehr als 300° in Glyzerin kann man die losgelöste innere zellulosehaltige Schicht der Zellwand deutlich unterscheiden. Nach Lösung der Verseifungsprodukte in Wasser oder Auswaschen des Glyzerins kann man durch Blaufärbung mit Jod und Schwefelsäure ($66^1/_2$ %) nachweisen, daß jene Zellulose enthält. Auch kann man die innere zellulosehaltige Schicht nach einer kurzen Mazeration in verdünnter Chromsäurelösung (Fig. 5) oder nach kurzem Erwärmen mit Kaliumchlorat und Salpetersäure deutlich beobachten. In beiden Fällen bekommt die Korklamelle

Falten und trennen sich die drei Schichten, aus welchen die Zellwand zusammengesetzt ist, voneinander. Die losgelöste innere Schicht und die Mittellamelle färben sich mit Jodjodkaliumlösung und $66^1/_2$ %iger Schwefelsäure blau, während die gefaltete Korklamelle sich gelb färbt. Von früheren Forschern ist die zellulosehaltige innere Schicht nicht erwähnt worden.

Wie schon oben erwähnt, kann man bei dem Haar, das auf der Innenseite der Außenwand festsitzt, eine Hautschicht und eine Füllmasse unterscheiden. Die Hautschicht zeigt eine spirale Windung und ist stark zusammengefaltet. Im Zusammenhang hiermit hat die Füllmasse, wie das Haar, die Form einer Schraube. Bei der Hautschicht habe ich nach einer kurzen Mazeration in Chromsäurelösung mit Jod und Schwefelsäure ($66^1/_2$ %) sowohl die Korklamelle wie die zellulosehaltige Schicht unterscheiden können, welche dann gelb resp. blau gefärbt sind. Besonders nach Erwärmen in 50 %iger Kalilauge und Auswaschen mit Wasser, wodurch die Korklamelle verseift wird und die Verseifungsprodukte gelöst werden, wird das Haar durch Jod und Schwefelsäure deutlich blau gefärbt, was auf Rechnung der zellulosehaltigen Schicht zu stellen ist. Auch kann man nach Zersetzung der Korklamelle durch Erhitzen auf mehr als 300° in Glyzerin die zellulosehaltige Schicht mit Jod und Schwefelsäure nachweisen. Es empfiehlt sich nach dem Erhitzen in Glyzerin die Präparate kurze Zeit mit verdünnter Chromsäure zu behandeln, um Zersetzungsprodukte und Zellinhalt zu entfernen. Die Blaufärbung der Haare kann man dann leichter beobachten. Die Verseifung der Korklamelle durch 50 %ige Kalilauge verursacht auf den Haaren die Entstehung zahlreicher, in Wasser lös-



Epidermiszellen nach kurzer Mazeration in verdünnter Chromsäurelösung.

licher Ballen und Massen (Fig. 4).

Außer Kalilauge kann man auch Chromsäure und Kaliumchlorat und Salpetersäure benutzen, um die Korklamelle nachzuweisen. Der Chromsäure leistet sie bei der gewöhnlichen Temperatur Widerstand und Kaliumchlorat und Salpetersäure verursachen beim Erwärmen, daß

die Haare zu Kugeln zusammenschmelzen. Die Korklamelle und die zellulosehaltige Schicht gehen an der Stelle, wo das Haar festsitzt, in die übereinstimmenden Teile der Zellwand über. Die Füllmasse des Haares, bei welcher ich keine Zellulose nachweisen konnte, ist oft mehr oder weniger verschleimt oder verflüssigt. Später komme ich noch auf die Füllmasse zurück.

Was die Korklamelle der Epidermiszellen der Cuphea-Samen betrifft, so bemerke ich noch, daß ich annehme, daß sie, wie die Korklamelle der Korkzellwand, zellulosefrei ist. Sonst würde sich, wenn man die Korksubstanz auf die eine oder andere der obenerwähnten Weisen aus der Zellwand entfernt, die zellulosehaltige Schicht nicht loslösen. Phellonsäure, jene eigentümliche Säure, welche allgemein in den echten Korkzellwänden vorkommt, habe ich in der Korklamelle der Epidermiszellen der Cuphea-Samen nicht finden können.

Die Epidermiszellen sind, sofern das innere Haar den Zellraum nicht in Anspruch nimmt, hauptsächlich mit in Wasser löslichem Stoff ausgefüllt. Der Inhalt einiger Epidermiszellen ist rot gefärbt. Daher kommt es, daß der Samen rot gesprenkelt ist. Einmal fand ich blaue Kristalle in einer Epidermiszelle. Nach dem Austreten der Haare in Wasser sind die Epidermiszellen und Haare mit einer wässerigen Flüssigkeit angefüllt, in welcher Körnchen schwimmen und welche bei einigen Epidermiszellen rot gefärbt ist. Bisweilen enthält sie einzelne kleine farblose Kristalle. Bei Präparaten, die in 20- oder 30%igem Spiritus gelegen haben, haben sich Kristallaggregate, meist in der Form von Sphärokristallen, abgeschieden (Fig. 6). Bringt man Präparate in konzentrierte Antipyrinlösung, so bildet sich in den Haaren ein Präzipitat von Kügelchen, die flüssig sind und sich zu größeren fettähnlichen Kugeln vereinigen (Fig. 7). Dazwischen findet man bisweilen auch Kristallaggregate, die mit den oben erwähnten völlig übereinstimmen.

Grütter hat behauptet, daß in den Epidermiszellen kein Protoplasma vorkommen sollte. Ich muß gestehen, daß ich ohne Reagenzien in den Epidermiszellen und Haaren keine Protoplasmaschicht unterscheiden konnte. Im Zusammenhang mit allen von mir erhaltenen Resultaten mußte ich aber wohl annehmen, daß eine dünne Plasmaschicht anwesend war. Ich habe deswegen versucht, sie nachzuweisen. Durch Plasmolyse mit hyperisotonischen Lösungen gelang es mir nicht. Diese verursachten zwar Zusammenziehung der Haare, aber keine Plasmolyse. Brachte ich jedoch die Epidermis mit den Haaren in 50%ige Kalilauge, so zog das Protoplasmaschichtchen sich mehr oder weniger zusammen und bildete bisweilen einen einzigen Strang in der

Mitte des Haares (Fig. 8). Um hinsichtlich der Anwesenheit von Protoplasma in den Epidermiszellen noch mehr Gewißheit zu bekommen, habe ich die Raspailsche Reaktion auf Eiweißkörper mit konzentrierter Zuckerlösung und Schwefelsäure angewendet, welche Reaktion mir bei

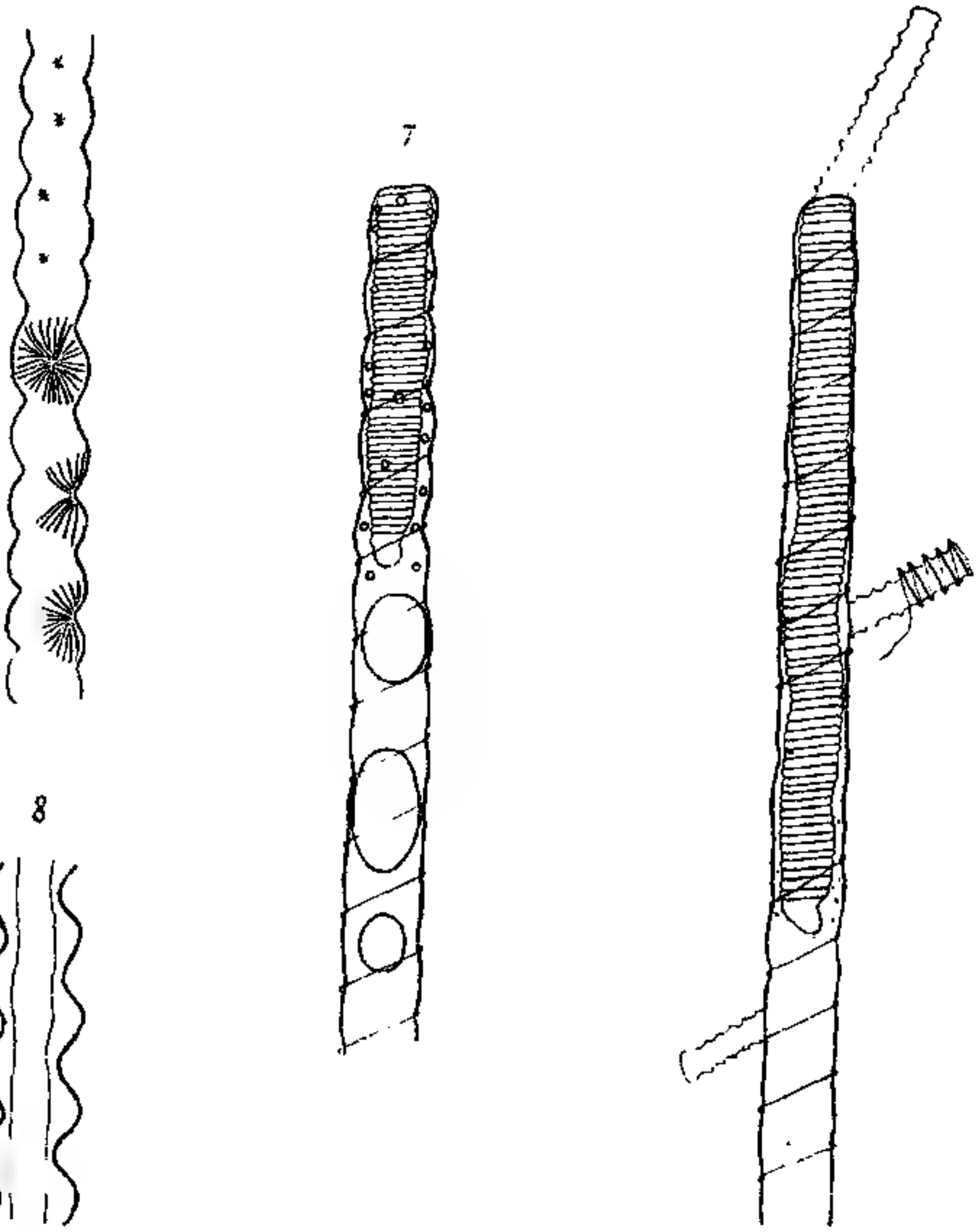


Fig. 6. Teil eines Haares mit Sphärokristallen.
Fig. 7. Teil eines Haares mit Antipyrin-Präzipitat.
Fig. 8. Teil eines Haares mit zusammengezogener Plasmaschicht.
Fig. 9. Teil eines Haares, das sich umstülpt.

mikrochemischer Untersuchung bessere Resultate lieferte als die anderen Reaktionen auf Eiweißkörper, namentlich wenn ich etwas verdünnte Schwefelsäure, von $85^1/_2$ %, benutzte [1]). Der Inhalt der Epidermiszellen

1) C. van Wisselingh, On intravital precipitates, Recueil des Travaux botaniques Néerlandais 1914, Vol. XI, Livr. 1, pag. 21.

und Haare wurde rot gefärbt, der Farbe entsprechend, welche Protoplasten annehmen. Wusch ich die mit 50 %iger Kalilauge behandelten Präparate mit Wasser aus, brachte sie darauf in konzentrierte Zuckerlösung und ließ schließlich Schwefelsäure von $85^1/_2$ % hinzufließen, so zeigte die zusammengezogene Protoplasmaschicht eine ähnliche Rotfärbung. Auf Grund dieser Beobachtungen und im Zusammenhang mit allen anderen Resultaten nehme ich an, daß die Wand der Epidermiszellen und Haare an der Innenseite mit einem Plasmaschichtchen bedeckt ist.

Die Umstülpung der Haare.

Wenn man die Samen von Cuphea lanceolata oder besser noch die Durchschnitte der Samenschale in Wasser bringt, so kann man nach einiger Zeit, nach einer Stunde oder früher, das Austreten der Haare aus den Epidermiszellen beobachten. Die Durchschnitte müssen eine derartige Dicke haben, daß unverletzte Epidermiszellen in denselben vorhanden sind. Das Austreten eines Haares ist mit dem Durchbohren oder Durchbrechen der Außenwand an der Stelle, wo das Haar festsitzt, verbunden (Fig. 4 und 5). Die zellulosehaltige Schicht mit der Cuticula zerreißt und ein Stückchen des Haares springt plötzlich mit einem Ruck hervor. Die Korklamelle und die innere zellulosehaltige Lamelle, die bei dem Haar die Hautschicht bilden, bleiben intakt. Ein kleiner Teil dieser Hautschicht hat sich dann an der Stelle, wo das Haar festsitzt, umgestülpt. Dabei ist das Innere nach außen gewendet worden, auf dieselbe Weise wie bei einem Finger eines Handschuhs das Innere nach außen gewendet werden kann. Die Füllmasse, die das Innere des Haares ausfüllt, tritt in der Form einer schraubenförmigen Masse hervor (Fig. 9).

Wenn die Erscheinung auf die obenerwähnte Weise angefangen hat, sieht man, daß das Haar allmählich länger wird. Bei aufmerksamer Beobachtung kann man feststellen, daß die Verlängerung nicht eine vollkommen gleichmäßige Bewegung ist. In dem einen Augenblick ist die Geschwindigkeit größer als in dem anderen und es gibt sogar Augenblicke des Stillstandes. Die Verlängerung des Haares ist bei Cuphea zweifacher Art. Zum Teil ist sie eine Folge der Umstülpung der Hautschicht, anderenteils eine Folge der bedeutenden Streckung, welche die Hautschicht direkt nach der Umstülpung erfährt. Die Hautschicht ist vor der Umstülpung spiralig gefaltet und nach der Umstülpung derart gestreckt, daß der spiralige Bau nicht mehr oder kaum wahrnehmbar ist (Fig. 9). Bisweilen kommt es jedoch vor, daß ein

Stück eines Haares noch deutlich die spiralige Wendung zeigt (Fig. 10). Nach vorgenommenen Messungen erreichen bei Cuphea lanceolata die Haare eine Länge, die das Fünf- bis Sechsfache der Länge der noch nicht umgestülpten Haare beträgt. Während die Hautschicht des Haares sich umstülpt, läßt die Füllmasse die Korklamelle los und kommt in der Form einer schraubenförmigen Masse nach außen (Fig. 9). Manchmal bleibt beim Austreten die Füllmasse intakt (Fig. 11), meist aber reißt das Schraubengewinde ab, das in Form einer weiten Spirale (Fig. 7 und 9) um das umgestülpte Haar herumsitzen bleibt. Durch Ruthenium rot und Methylviolett wird die Füllmasse intensiv gefärbt. Das Schraubengewinde ist dann um das Haar herum leicht wahrnehmbar. Beim Austreten macht die Füllmasse rund um die Spitze des Haares eine rotierende Bewegung. Diese hängt mit dem spiraligen Bau zusammen.

Sie ist ebensowenig, wie die Verlängerung des Haares, eine vollkommen gleichmäßige. Manchmal gibt es Augenblicke des Stillstandes. Dann und wann bricht die Füllmasse ab, die gewöhnlich in Form von schraubenförmigen Stücken an unbestimmten Stellen an dem Haar hängen bleibt (Fig. 9). Nicht immer sieht man Füllmasse hervortreten. Die Füllmasse ist oft mehr oder weniger verschleimt oder zerflossen, und dann beobachtet man keine schraubenförmigen rotierenden Stücke rund um die Spitze des Haares. Die schleimige Beschaffenheit der Füllmasse erteilt den Haaren eine schleimige Oberfläche. Deswegen hat man sie auch Schleimhaare genannt. An verschiedenen Körperchen, wie Erdklümpchen und Sandkörnchen, heften sie sich an.

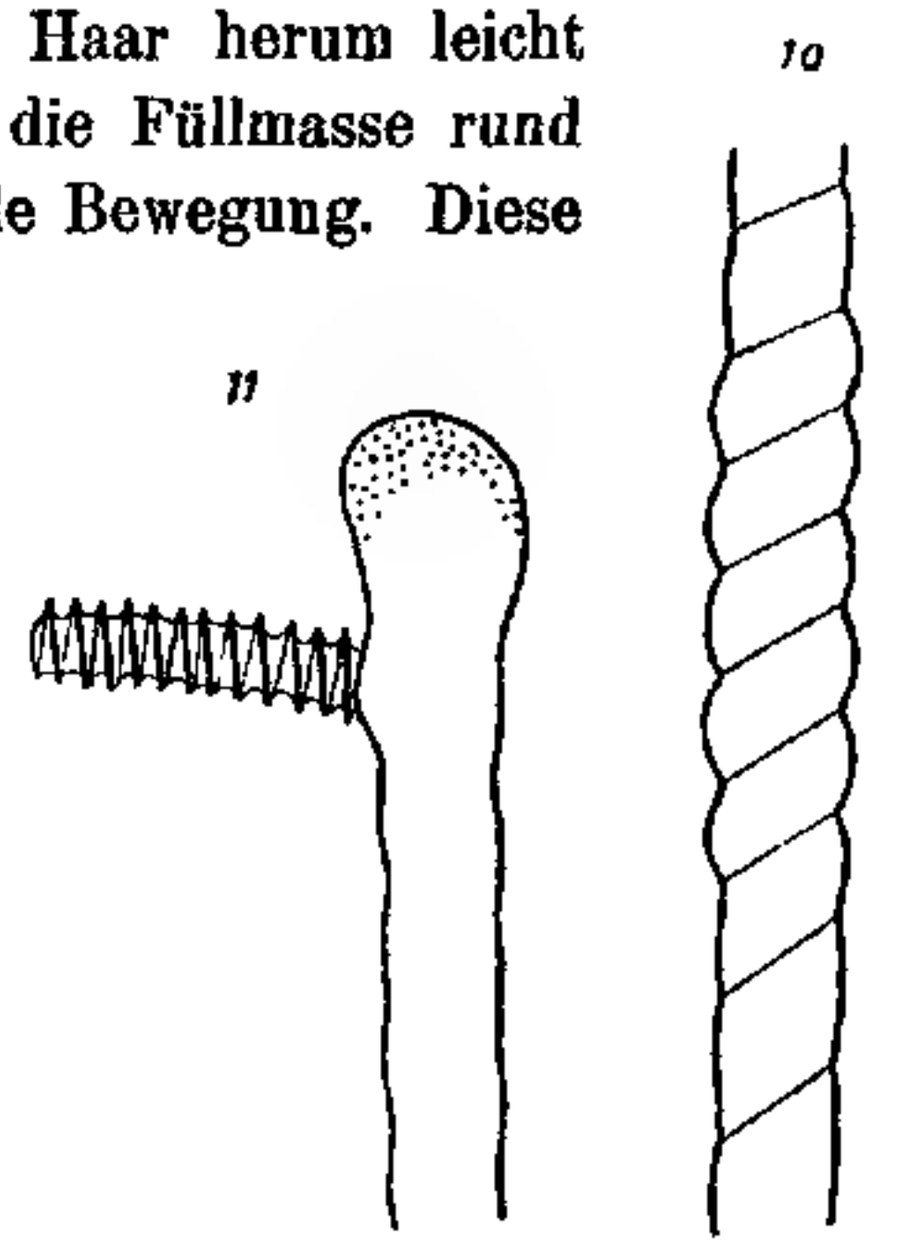


Fig. 10. Teil eines Haares, das nach der Umstülpung noch deutlich spiralige Wendung zeigt.

Fig. 11. Umgestülpte Spitze eines Haares.

Wie ich schon oben erwähnt habe, ist die Verlängerung der Haare keine vollkommen gleichmäßige Bewegung und findet stoßweise statt. Überdies ist die mittlere Geschwindigkeit während der ganzen Umstülpung, d. h. die Längenzunahme während einer gewissen Zeitdauer, z. B. während einer Minute, verschieden. Oft habe ich feststellen können, daß die Geschwindigkeit per Minute zunimmt. Die Umstülpung der Spitze des Haares geht sehr schnell, wie mit einem Ruck vor sich. Unten folgen einige Angaben, welche sich auf die bei

vier Haaren von mir bestimmte Geschwindigkeit beziehen. Die Längenzunahme ist in μ per Minute angegeben. Ein Strich bedeutet eine kurze Unterbrechung der Beobachtungen, welche wegen notwendiger Verlegung des Präparates unumgänglich war.

1. Versuch (Länge des Haares beim Anfang des Versuches 80 μ):
32, 24, 32, 28, 36, 48, 56, 64, 72, 76, 80, 84, 108, 116, 120, 140, 140, schließlich Umstülpung der Spitze.

2. Versuch (Länge des Haares beim Anfang des Versuches 200 μ):
28, 32, 32, 32, 28, 16, 8, 20, 40, 40, 44, 72, 80, 100, 100, 128, schließlich Umstülpung der Spitze.

3. Versuch:
20, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 16, 20, 24, 20, 16———16, 24, 32, 24, 32, 28, 20, 24, 32, 28———28, 44, 28, 36, 40, 28, 40, 44, 36, 48———60, 72, 64, 56, 56, 68, 52, 48, 56, 60, 52, 64, schließlich Umstülpung der Spitze.

4. Versuch:
6, 4, 4, 6, 8, 8, 8, 10, 8, 8, 8, 10, 8, 10, 14, 10, 6, 12, 6, 10, 10, 2, 2, 0, 2, 4, 6, 2, 6, 2, 2, 6, 4, 2, 0, 0, 0, 0, 2, 2, 0, 0, 2, 4, 2, 1, 1, 0, 2, 4, 2, 8, 6, 6, 2, 0, 0, 8, 4, 8, 6, 6, 8, 8, 8, 8, 14, 12, 11———4, 8, 14, 8, 12, 14———20, 24, 24, 20, 32———16, 24, 24, 28, 28, 28, 24, 28, 32, 32, 28, 20———20, 20, 16, 24, 20, 32, 32, 52———64, 68, 64, 72, 48, 44———44, 44, 44, 32, 32, 12, 64, 60, schließlich Umstülpung der Spitze.

Die Spitzen der ganz umgestülpten Haare sind keulenförmig angeschwollen (Fig. 11). Von der Spitze nach der Basis nimmt die Dicke der Haare allmählich zu. Die Dicke beträgt im Durchschnitt unterhalb der keulenförmigen Spitze 7½ μ und bei der Basis 9½ μ. Die Länge der ganz ausgestülpten Haare ist sehr bedeutend. Die Länge von zwölf von mir gemessenen Haaren wechselte von 1160 bis 2400 μ.

Während der Umstülpung bewegen sich Körnchen, welche sich im Zellsaft befinden, nach der Spitze des Haares zu und werden mit dem Teil, der sich noch umstülpen muß, mitgeführt. Sie sammeln sich in der Spitze an. Wenn die Umstülpung beendet ist, sind sie dort in großer Zahl vereinigt.

Nach der Umstülpung konnte ich oft feststellen, daß die Haare sich noch etwas streckten. Es dauert aber nicht lange, bis die Haare sich wieder verkürzen. Diese Verkürzung geht sehr langsam vor sich. Allmählich wird der spiralige Bau der Haare wieder deutlicher wahrnehmbar. Beobachtet man nach einem Tage die langen, fast geraden, gestreckten Haare wieder, so sieht man, daß sie stark zusammengezogen und gebogen sind.

Für das Austreten der Haare aus den Epidermiszellen ist es nicht bestimmt nötig, daß die Samen oder die Durchschnitte der Samen sich in Wasser befinden. Auch in feuchter Luft tritt die Erscheinung

auf, aber die Umstülpung geht nicht so schnell vor sich wie im Wasser, was aus einigen Beobachtungen bei Haaren aus demselben Samen hervorgeht. Die untenstehenden Angaben beziehen sich auf diese Beobachtungen. Die Zahlen geben die Längenzunahme der Haare per Minute in μ an. Die Striche bedeuten kurze notwendige Unterbrechungen in den Beobachtungen.

1. Versuch: Haar in feuchter Luft, Länge beim Anfang des Versuches 120 μ:
45. 75, 60, 60, 75, 60, 90, 90———75. 55, 65, 105, 90 ———90, 120.

2. Versuch: Haar in feuchter Luft, Länge beim Anfang des Versuches 150 μ:
83, 60, 45, 53, 53, 38, 38. 45, 23———23, 19, 27, 27, 27, 53, 68, 23, 19, 34, 53, 38, 38, 23, 23, 30, 53, 90, 60. 30, 30.

3. Versuch: Haar im Wasser, Länge beim Anfang des Versuches 150 μ:
135, 195, 263.

4. Versuch: Haar im Wasser, Länge beim Anfang des Versuches 150 μ:
128, 195, 263, 285, 360.

Wenn man die Haare in feuchter Luft austreten läßt, kann man leicht feststellen, daß der Same und die Haare mit einer feuchten, schleimigen Substanz bedeckt sind.

An dieser Stelle will ich noch etwas über das Verhalten der durchgeschnittenen Haare im Wasser einschalten. Bringt man einen trockenen Durchschnitt eines Samens in Wasser, so kommen nach einiger Zeit aus den angeschnittenen Zellen Stücke der Haare hervor. Diese Stücke (Fig. 12) strecken sich, ohne daß sie sich umstülpen, bedeutend, aber durchaus nicht in solchem Grade, wie die Haare, welche aus unverletzten Zellen hervorgehen. Der spiralige Bau bleibt deutlich wahrnehmbar. Wenn man ein unverletztes, auf normale Weise aus einer Epidermiszelle ausgetretenes und noch gestrecktes Haar durchschneidet, so ziehen die Teile sich sofort zusammen, so daß der spiralige Bau wieder sehr deutlich wahrnehmbar wird. Die spiralige Windung ist ungefähr so stark wie die bei den Stücken von Haaren aus angeschnittenen Zellen, wenn diese während einiger Zeit in Wasser gelegen haben.

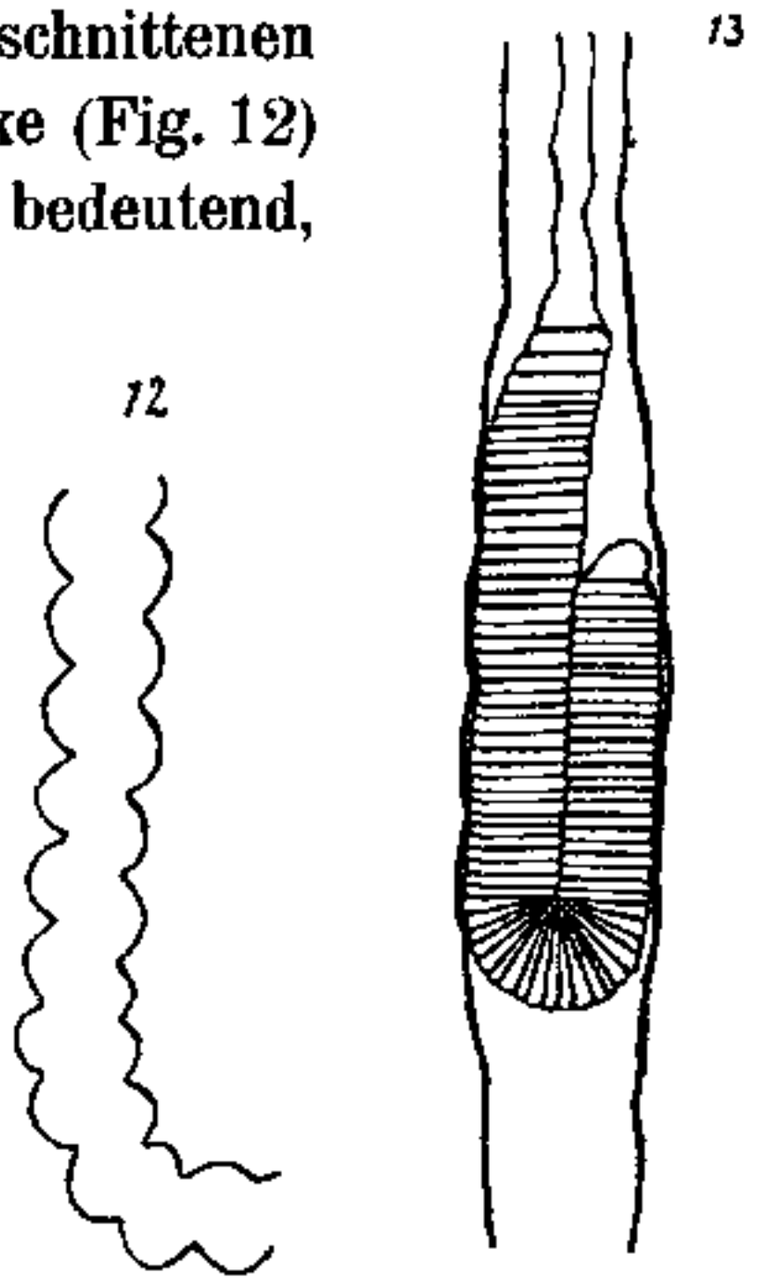


Fig. 12. Stück eines Haares aus einer angeschnittenen Zelle.
Fig. 13. Gestörte Umstülpung.

Die obige Beschreibung der Umstülpung der Haare im Wasser bezieht sich auf den normalen Verlauf der Erscheinung. Es gibt aber auch Abweichungen. Es kann geschehen, daß die Umstülpung gestört wird und das noch

nicht umgestülpte Ende des Haares festsitzen bleibt. Dies hat zur Folge, daß der vordere Teil des noch nicht umgestülpten Haares ausgereckt wird und das Ende des Haares sich beugt. Kommt der noch nicht umgestülpte Teil wieder los, so stellt der normale Verlauf sich schnell wieder her. Die Störung ist bleibend, wenn das Ende des Haares umgebogen ist und doppelt gefaltet in dem umgestülpten Teil, der nach der Spitze zu enger wird, dauernd festsitzen bleibt (Fig. 13).

Die Erklärung der Umstülpung.

Wie in der historischen Übersicht erwähnt ist, haben frühere Forscher verschiedene Gründe angeführt, um zu beweisen, daß das Austreten der Haare aus den Epidermiszellen nicht vom Leben abhängig sei. Auf Grund einer großen Anzahl Versuche bin ich zu der entgegengesetzten Meinung gekommen. Bevor ich diese darlege, will ich erst nachweisen, daß die von anderen Forschern angeführten Gründe, nach welchen das Leben keine Rolle bei der Erscheinung spiele, nicht beweisend sind.

Zuerst will ich die von Köhne gemachte Beobachtung besprechen, nach welcher das Austreten der Haare auch in siedendem Wasser stattfindet. Bei Cuphea lanceolata habe ich mich von der Richtigkeit dieser Beobachtung überzeugen können, aber meiner Meinung nach beweist sie nicht, daß das Protoplasma der Epidermiszellen schon getötet ist, sobald das Wasser, in welchem sich die Samen oder Durchschnitte befinden, siedet, was offenbar von Köhne angenommen wird. Beim Erwärmen bis auf die Siedetemperatur geht die Ausstülpung sehr schnell vor sich, und die Epidermiszellen brauchen dann nur noch sehr kurze Zeit zu leben, um die Erscheinung zu völliger Entwicklung kommen zu lassen. Es gibt viele Beispiele von Protoplasten, die einer Temperatur von 100° C und höher während längerer oder kürzerer Zeit Widerstand leisten können. Die Epidermiszellen der Samen von Cuphea lanceolata können dies ebenfalls, wie ich an einer anderen Stelle in dieser Publikation nachweisen werde. Werden sie jedoch so lange einer höheren Temperatur ausgesetzt, daß die Protoplasten absterben, so findet das Austreten der Haare im Wasser nicht mehr statt. Nur kommt es nach Befeuchten mit Wasser nach einiger Zeit manchmal vor, daß die Außenwand zerreißt und ein kleines Stückchen des Haares hervortritt, was durch Quellung verursacht wird. Weiter geht die Umstülpung aber nicht. Dazu müssen die Epidermiszellen lebend sein.

Nach Correns kann die Erscheinung nicht vom Leben abhängig sein, weil bei Samen, die tagelang in Alkohol gelegen haben, das Aus-

treten der Haare im Wasser ebensowohl stattfindet, wie bei nicht mit Alkohol behandelten Samen. Auf Grund von Versuchen über den Einfluß von Alkohol auf die Epidermiszellen, welche ich nachher beschreiben werde, nehme ich aber an, daß die Resistenz der Epidermiszellen gegen Alkohol bedeutend größer ist als Correns gemeint hat.

Grütter hat die Abwesenheit von Protoplasma in den Epidermiszellen als Argument gegen die Möglichkeit angeführt, daß das Austreten der Haare ein Lebensprozeß sein sollte. Mit Hilfe von Reagenzien habe ich aber nachgewiesen, daß die Wand der Epidermiszellen und Haare mit einem Plasmaschichtchen bedeckt ist.

Correns und Grütter meinen, daß in den Epidermiszellen ein Schleimstoff vorkommt, der durch Anschwellung im Wasser die Umstülpung der Haare verursacht. Ich selbst habe in den Haaren keinen Schleimstoff beobachten können. Der Inhalt der Epidermiszellen gibt mit Wasser eine Lösung, aus welcher man wie oben erwähnt, verschiedene Stoffe präzipitieren kann.

Jetzt werde ich die Resultate meiner Versuche erwähnen, die dartun, daß das Austreten der Haare eine Erscheinung ist, für welche Leben Bedingung ist. Zuerst will ich mitteilen, was ich bei der Einwirkung von Giften beobachtete. Stark wirkende Gifte, z. B. eine Jodjodkaliumlösung oder eine Lösung von Bromium oder Osmiumsäure verursachen, daß die Erscheinung sofort aufhört. Auch wenn man ziemlich verdünnte Lösungen benutzt, ist das der Fall. Studiert man die Einwirkung schwächerer Gifte auf die Epidermiszellen vor und während der Umstülpung der Haare, z. B. einer $^1/_{10}$ Normal-Sublimatlösung, so bemerkt man, daß die Erscheinung durch verdünnte Lösungen nicht zum Stillstand gebracht wird. Eine lange Einwirkung ist aber schädlich. Bringt man trockene Durchschnitte der Samen in eine $^1/_{10}$ Normal-Sublimatlösung, so wird das Austreten der Haare verhindert, oder man bemerkt, daß die Bewegung bedeutend langsamer ist als unter normalen Verhältnissen, und daß halbwegs Stillstand eintritt.

Nicht weniger als die Einwirkung von Giften beweist das Verhalten höheren Temperaturen gegenüber, daß das Austreten der Haare vom Leben abhängig ist. Wie oben erwähnt, schießen die Haare in siedendem Wasser mit großer Geschwindigkeit aus den Epidermiszellen hervor und vollzieht sich die Umstülpung schnell. Dies hat man als Beweis angeführt, daß das Austreten der Haare nicht mit dem Leben zusammenhänge. Ich bin aber zu dem Resultat gekommen, daß das Austreten darum auch in siedendem Wasser stattfindet, weil die Epi-

dermiszellen ziemlich hohe Temperaturen vertragen können. War aber vor der Überführung in Wasser die Temperatur hoch genug und blieb ihr Einfluß lange genug wirksam um die Epidermiszellen zu töten, dann kann man die Erscheinung, nämlich das Austreten der Haare oder die Verlängerung der schon ausgetretenen, nicht mehr beobachten.

Unten werde ich einige Versuche mitteilen, welche sich auf den Einfluß höherer Temperaturen beziehen. Trockene Samen, die während einer Stunde auf gut 120° C erwärmt worden waren, zeigten im Wasser nach einiger Zeit das Austreten der Haare auf vollkommen normale Weise. Werden die Samen aber in trockenem Zustand während einer Stunde auf gut 150° C erwärmt, so kommen nach langem Liegen oder Kochen im Wasser wohl aus einigen Epidermiszellen kleine Stückchen der Haare hervor, aber die eigentliche Erscheinung, d. h. die anhaltende Umstülpung und Verlängerung der Haare, kann man nicht beobachten.

Ich wünschte den Einfluß höherer Temperatur auch bei den Epidermiszellen in feuchtem Zustand zu studieren und nahm darum meine Zuflucht zu Lösungen von Saccharose. Wie oben erwähnt, stülpen die Haare sich beim Erwärmen im Wasser bald um und dies habe ich durch die Anwendung konzentrierter Zuckerlösungen verhindert.

Einen trockenen Samen brachte ich in 60 %ige Zuckerlösung, kochte während fünf Minuten und brachte ihn darnach in Wasser. Nach einiger Zeit traten die Haare auf normale Weise aus den Epidermiszellen hervor. Einen anderen trockenen Samen behandelte ich auf dieselbe Weise mit 25 %iger Zuckerlösung. Sehr viel Haare waren damals halbwegs ausgetreten, wurden aber in der Zuckerlösung nicht länger. Darnach kochte ich den Samen hintereinander nochmals während 5, 10 und 30 Minuten mit 25 %iger Zuckerlösung. Die Haare stülpten sich aber nicht weiter um. Als ich jetzt den Samen in Wasser brachte, stülpten die Haare sich völlig um. Jodjodkaliumlösung brachte die Erscheinung sofort zum Stehen. Nach Erwärmen während einer halben Stunde auf 110° C in Zuckerlösung von 25 oder 60 % konnte ich nach Überführung der Samen in Wasser völlige Umstülpung der Haare beobachten. Nach Erwärmen während einer Stunde auf 105° C in 25 %iger Zuckerlösung konnte ich feststellen, daß viele halbwegs umgestülpte Haare im Wasser sich weiter umstülpten; dies ging aber sehr langsam vor sich und oft war die Umstülpung unvollkommen. Erhitzte ich Samen während $^3/_4$ Stunden in 25 %iger Zuckerlösung auf 130° C oder während einer Stunde in 25- oder 60 %iger Zuckerlösung auf 120° C, so konnte ich nach Überführung in Wasser keine Umstülpungen mehr bei den Haaren bemerken.

Die oben erwähnten Resultate kann man nur durch die Annahme erklären, daß das Austreten der Haare mit dem Leben der Epidermiszellen zusammenhängt und daß diese während einiger Zeit Temperaturen von 100° und etwas mehr Widerstand leisten können, ohne daß sie getötet werden. Werden sie noch höheren Temperaturen ausgesetzt, so wird das Leben ausgelöscht und kann die Erscheinung nicht mehr eintreten.

Interessant ist es, den Einfluß von Alkohol auf die Epidermiszellen zu studieren. Ich stellte erst einige Versuche an mit Spiritus von 10, 30, 50, 70 und 90 Volumenprozenten und mit absolutem Alkohol und darnach mit Spiritus von 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80 und 90 Vol.-Proz. und absolutem Alkohol. In schwachem Spiritus, z. B. von 10, 20 und 30 %, treten die Haare aus den Epidermiszellen und ist zuletzt die Umstülpung vollkommen. In stärkerem Alkohol, z. B. von 50 % und darüber findet keine Umstülpung statt, aber wenn die Einwirkung nicht zu lange gedauert hat, tritt nach Überführung der Samen oder Durchschnitte in Wasser die Erscheinung ein. Der Alkohol wirkt offenbar nachteilig. Sehr bemerkenswert ist hierbei noch, daß Spiritus von 70 und 80 % am meisten nachteilig ist, mehr als schwächerer und stärkerer Spiritus und viel schädlicher als absoluter Alkohol. Wenn die Samen oder Durchschnitte 12 oder 14 Tage in absolutem Alkohol gelegen haben, findet nach Überführung in Wasser die Umstülpung noch auf normale Weise statt. Wenn sie aber 2 oder 3 Tage in Spiritus von 70 % verweilt haben, tritt nach Überführung in Wasser die Erscheinung nicht mehr auf. Ehe die Erscheinung ganz ausbleibt, findet man Zustände, bei denen sie abgeschwächt ist, d. h. bei denen die Bewegung langsamer ist als unter normalen Verhältnissen.

Die oben erwähnten Resultate entsprechen den Resultaten, welche die Bakteriologen beim Studium der desinfizierenden Eigenschaften des Alkohols erzielt haben. Sie haben festgestellt, daß absoluter Alkohol in geringerem Maße Bakterien tötet als Spiritus von 70 %, bei welcher Konzentration die bakterientötende Wirkung das Maximum erreicht [1]).

Dieses Resultat hat mich nicht wenig in der Überzeugung bestärkt, daß das Austreten der Haare vom Leben abhängig ist. Wie erwähnt, konnte Grütter nicht erklären, warum Samen, die sehr lange in ab-

---

1) Beyer, Zeitschr. f. Hyg. u. Inf.-Krankh. 1911, Bd. LXX, pag. 225.
S. Tijmstra, Pourquoi l'action bactéricide de l'alcool est porté à son plus haut degré d'intensité par une concentration de 70 %. Folia microbiologica II, pag. 162. Referat, Pharm. Weekblad 1914, p. 1534.

solutem Alkohol gelegen hatten, nach Überführung in Wasser die Erscheinung nicht mehr zeigten. Darüber braucht man sich nicht mehr zu wundern, wenn man annimmt, daß die Erscheinung vom Leben abhängig ist und das Protoplasma der Epidermiszellen durch sehr lange Einwirkung von Alkohol getötet wird. Daß nach nicht zu langer Behandlung mit absolutem Alkohol die Erscheinung nach Überführung der Samen in Wasser noch auftritt, beweist nicht, wie Correns meint, daß die Umstülpung kein Lebensprozeß ist, sondern nur, daß es lange dauert, bis das Protoplasma getötet worden ist.

Während durch die obenerwähnten Untersuchungen festgestellt ist, daß das Austreten der Haare vom Leben abhängig ist, wird durch nachstehende Versuche die Natur der Erscheinung klargelegt. Aus einer großen Anzahl Versuchen mit Lösungen verschiedener Stoffe von verschiedener Konzentration, nämlich mit Lösungen von Saccharose, Salzen, organischen Säuren, Glyzerin, Alkohol, Ureum, Antipyrin, Tannin usw. und aus Versuchen bei verschiedenen Temperaturen, hat sich nämlich ergeben, daß das Phänomen der Hauptsache nach eine osmotische, mit dem Leben zusammenhängende Erscheinung ist, die wichtige Anknüpfungspunkte mit anderen osmotischen Erscheinungen darbietet, wie sie Hugo de Vries, was das Pflanzenreich betrifft, ausführlich beschrieben hat.

Zuerst untersuchte ich die austretenden Haare mit Saccharoselösungen verschiedener Konzentration. Ich brachte sukzessive die Durchschnitte der Samen in stärkere Lösungen. Bei den Beobachtungen beschränkte ich mich jedesmal auf ein Haar. Je nachdem die Konzentration stärker wird, werden die Bewegungen langsamer, bis die Konzentration so stark ist, daß alle Bewegungen und die Verlängerung des Haares aufhören. Mit Hilfe eines Okularmikrometers kann man diesen Punkt leicht feststellen. Überführung in eine Lösung stärkerer Konzentration hatte zur Folge, daß das Haar sich etwas zusammenzog. Wurde danach das Präparat in eine schwächere Lösung oder in Wasser gebracht, so trat die Erscheinung wieder auf.

Die Konzentrationen der Saccharoselösungen, welche ausreichen, um die Verlängerung der Haare zum Stillstand zu bringen, sind nicht nur bei verschiedenen Samen, sondern auch bei verschiedenen Haaren desselben Samens verschieden und während der Dauer des Prozesses auch bei einem und demselben Haar.

In ungefähr 25 Fällen habe ich bestimmt, welche Konzentrationen nötig waren, um die Bewegung zum Stillstand zu bringen. Die schwächste Lösung enthielt auf 100 g Wasser 14,6 g Zucker, die stärkste 36 g,

welche Konzentrationen 0,427 und 1,052 Mol Zucker auf 1 l Wasser entsprechen.

Mit Lösungen von Salzen und anderen Stoffen wurden ähnliche Resultate erzielt, aber von den Salzlösungen genügten schwächere Konzentrationen, um die Erscheinung zum Stillstand zu bringen. Dies gilt, wenn man die Menge der Substanz, die in einer bestimmten Menge Wasser aufgelöst worden ist, in Grammen angibt und auch, wenn man sie in Molen angibt. In 45 Fällen habe ich bestimmt, wie stark die benutzte Chlornatriumlösung war, welche ausreichte, um die Erscheinung zum Stillstand zu bringen. Die schwächste Chlornatriumlösung enthielt auf 100 g Wasser 1,469 g Chlornatrium, die stärkste 4,746 g, welche Konzentrationen 0,251 und 0,8 Mol Chlornatrium auf 1 l Wasser entsprechen. Die Untersuchung von 18 Haaren mit Kaliumnitratlösungen ergab 1,911 und 9,897 g Kaliumnitrat auf 100 g Wasser oder 0,188 und 0,942 Mol auf 1 l, und die Untersuchung von 9 Haaren mit Kaliumsulfatlösungen 4,1 und 9,6 g Kaliumsulfat auf 100 g Wasser oder 0,235 und 0,550 Mol Kaliumsulfat auf 1 l. Daß die Salzlösungen, deren Konzentrationen ausreichen, dem Phänomen Einhalt zu tun, also die Lösungen von Elektrolyten, weniger Mol gelöster Substanz enthalten als die Saccharoselösungen, die dazu imstande sind, stimmt mit der Ansicht, daß die Umstülpung der Haare eine osmotische Erscheinung ist, überein.

Stellt man Versuche mit Stoffen an, für welche das Protoplasma einigermaßen permeabel ist, z. B. mit Glyzerin, so kann man mit einer hyperisotonischen Lösung das Fortschreiten des Phänomens wohl verhindern und selbst geringe Zusammenziehung der Haare verursachen, aber nach einiger Zeit treten die Bewegungen der Haare wieder ein und verlängern diese sich wieder, obschon langsamer als im Wasser.

Wendet man Stoffe an, die das Protoplasma sehr leicht durchgehen läßt, z. B. Alkohol oder Ureum, so müssen die Durchschnitte direkt in sehr starke Lösungen gebracht werden, um die Erscheinung zum Stillstand zu bringen und Zusammenziehung der Haare zu verursachen. Nachstehend finden sich Angaben über die Verlängerung einiger Haare, die abwechselnd in Wasser und Spiritus verschiedener Stärke untersucht wurden. Die Verlängerung ist per Minute und in μ angegeben.

1. Versuch:

in Wasser: 68,
in Spiritus von 10 Vol.-Proz.: 46, 54, 88,
in Wasser: 136, 120, 148.

2. Versuch:
in Wasser: 24, 28.
in Spiritus von 20 Vol.-Proz.: 6, 2, 4, 8, 16, 16, 34, 40, 34, 44, 60, 72,
in Wasser: 140, 140, 140
in Spiritus von 20 Vol.-Proz.: 140, 140 } ungefähr.

3. Versuch:
in Wasser: 20, 28, 28,
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 2, 2, 2, 4, 4, 6, 7, 1, 4, 0, 0, 0, 1, 1, 1, 1, 0,
in Spiritus von 20 Vol.-Proz.: 40, 48, 40, 56,
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 20, 20, 28, 32, 28,
in Spiritus von 40 Vol.-Proz.: Zusammenziehung,
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 8, 2, 6, 8.

4. Versuch:
in Spiritus von 10 Vol.-Proz.: 18, 26, 24,
in Spiritus von 20 Vol.-Proz.: 12, 24, 20, 14,
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 8, 0, 2, 2, 0,
in Spiritus von 40 Vol.-Proz.: 0, 0, 0, 0,
in Spiritus von 50 Vol.-Proz.: Zusammenziehung.

5. Versuch:
in Wasser: 28, 28,
in Spiritus von 10 Vol.-Proz.: 8, 12, 12, 16,
in Spiritus von 20 Vol.-Proz.: 20, 12, 20,
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 44, 40,
in Spiritus von 40 Vol.-Proz.: 0, 2, 0,
in Spiritus von 50 Vol.-Proz.: 0.

6. Versuch: Haar in Spiritus von 30 Vol.-Proz. ausgetreten:
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 8, 12, 8, 8, 12, 4,
in Wasser: 148, 112, 120, 140, 160.

7. Versuch:
in Wasser: 36, 52,
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 4, 16, 28, 60, 120, 100, 92, 120, 220.

8. Versuch:
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 32, 56, 68,
in Spiritus von 40 Vol.-Proz.: 0, 4, 0,
in Spiritus von 50 Vol.-Proz.: Zusammenziehung.

9. Versuch:
in Spiritus von 30 Vol.-Proz.: 44, 40, 64, 92,
in Wasser: 260, 260 (ungefähr).

Aus obenstehenden Angaben geht hervor, daß Spiritus von 40 und 50 Vol.-Proz. die Erscheinung zum Stillstand bringt oder Zusammenziehung der Haare verursacht, während verdünnterer Spiritus die Bewegung verzögert. Die Schnelligkeit hält, wie aus den Angaben folgt, nicht immer mit der Konzentration gleichen Schritt. Man muß dabei aber beachten, daß im Wasser die Schnelligkeit manchmal auch Unregelmäßigkeiten zeigt, daß sie im allgemeinen genommen um so

größer wird, je weiter die Umstülpung fortschreitet. Als allgemeine Regel gilt, daß die Verzögerung um so bedeutender ist, je stärker die Konzentration ist.

Mit einer Ureumlösung, die 0,9 Mol Ureum auf 1 l der Lösung enthielt. konnte ich bei Haaren, bei welchen eine Chlornatriumlösung von 0,325 Mol Chlornatrium auf 1 l der Lösung Stillstand der Bewegungen und Zusammenziehung verursachte, die Erscheinung nicht zum Stehen bringen. Dies gelang wohl mit Lösungen, die 1, 1½ oder 2 Mol Ureum auf 1 l Lösung enthielten und mit stärkeren Lösungen, wenn die Durchschnitte aus Wasser direkt in die Ureumlösung übergeführt wurden. Aber bald, nämlich nach einer Minute oder einigen Minuten, wurden die Haare wieder länger und ging die Umstülpung wieder weiter. In einer sehr konzentrierten Ureumlösung, die 1 g Ureum auf 1 g Wasser enthielt, fand anfangs zwar starke Zusammenziehung der Haare statt, aber nach ¼ Stunde verlängerten diese sich wieder und nach einer Stunde schritt die Umstülpung wieder fort, bis die Haare sich ganz umgestülpt hatten, aber die Schnelligkeit war geringer als im Wasser.

Nachstehend erwähne ich die Verlängerung per Minute in μ von zwei Haaren desselben Samens in einer Ureumlösung von 1 g Ureum auf 1 g Wasser und zum Vergleich auch von zwei Haaren desselben Samens im Wasser.

1. Versuch: in Ureumlösung:
12, 16, 16, 16, 16, 16, 20, 16, 20, 20, 12, 24, 16, 24, 16, 16, 16, 20, 16, 16, im Durchschnitt 17,2.

2. Versuch: in Ureumlösung:
20, 20, 16, 16, 16, 24, 28, 20, im Durchschnitt 22,5.

3. Versuch: in Wasser:
84, 60, 60, 60, 68, im Durchschnitt 67,2.

4. Versuch: in Wasser:
84, 116, 96, 112, im Durchschnitt 102.

Interessant ist es, zu beobachten, wie die austretenden Haare sich in kolloidalen Lösungen verhalten. Ich brachte die Durchschnitte der Samen in Tanninlösungen verschiedener Konzentration und wie ich bei einer kolloidalen Lösung, die einen sehr geringen osmotischen Druck ausübt, erwarten konnte, ging die Umstülpung der Haare mit fast unverminderter Schnelligkeit weiter. Dies war sogar der Fall, wenn ich die Präparate in eine Tanninlösung von gleichen Gewichtsteilen Tannin und Wasser brachte.

Nachstehend folgen Angaben, die sich auf die Verlängerung der Haare in Wasser und in einer konzentrierten Tanninlösung beziehen.

Diese war aus gleichen Gewichtsteilen Tannin und Wasser zusammengesetzt. Jeder Versuch bezieht sich auf ein Haar. In den meisten Fällen wurde die Verlängerung des Haares abwechselnd in Wasser und in Tanninlösung bestimmt. Die Längenzunahme ist per Minute und in μ angegeben.

1. Versuch: in Wasser:

30, 22, 24, 20, 36, 24, 14, 18, 56, 44, 48———48, 40, 48, 40 (im Durchschnitt 34).

2. Versuch: in Tanninlösung (aus Wasser übergeführt in Tanninlösung):

44, 84, 92, 76, 80, 92, 76, 80 (im Durchschnitt 78).

3. Versuch: in Tanninlösung (in Tanninlösung ausgetreten):

12, 14, 14, 24, 12, 14, 14, 20, 20———20, 20, 16, 20 (im Durchschnitt 17).

4. Versuch:

in Wasser: 28, 28, 32, 28, im Durchschnitt 29,
in Tanninlösung: 64, 84, 64, 76, 92, im Durchschnitt 76,
in Wasser: 72, 84, 80, 72, 72, im Durchschnitt 76.

5. Versuch:

in Wasser: 20, 20, 20, 24, 26, 22, im Durchschnitt 22,
in Tanninlösung: 18, 20, 28, 24, 24, 28, 52, 48, 52, im Durchschnitt 33,
in Wasser: 64, 52, 40, 40, im Durchschnitt 49.

6. Versuch:

in Wasser: 20, 26, 20, 26, im Durchschnitt 23,
in Tanninlösung: 28, 20, 52, 48, 64, 36, im Durchschnitt 41,
in Wasser: 76, 80, 70, im Durchschnitt 75.

7. Versuch:

in Wasser: 10, 14, 16, 14, 10, 8, im Durchschnitt 12,
in Tanninlösung: 8, 12, 16, 16, 16, im Durchschnitt 14,
in Wasser: 24, 28, 40, 32, im Durchschnitt 31,
in Tanninlösung: 40, 40, 40, 40, 56, 40, im Durchschnitt 53,
in Wasser: 26, 22, 28, im Durchschnitt 25,
in Tanninlösung: 28, 32, 40, 64, 48, im Durchschnitt 42.

8. Versuch:

in Wasser: 22, 22, 24, 32, 32, im Durchschnitt 26,
in Tanninlösung: 32, 44, 44, 52, 60, 56, 60, 52 (im Durchschnit 50)———40, 56, 32, 48, 36, 60, 60, 48 (im Durchschnitt 48)———56, 64, 80, 80, 80, 40, 44, 36, 24, 8, 12, 4, 4, die Umstülpung geht nicht weiter.

9. Versuch:

in Tanninlösung: 22, 22, 36, 32, im Durchschnitt 28,
in Wasser: 48, 58, 50, im Durchschnitt 51,
in Tanninlösung: 40, 36, 52, 56, 40, 60, 76 (im Durchschnitt 51), 64, 64, 52, 60, 52 (im Durchschnitt 58), 32, 16, 20, 52, 28, 20, 24, 20, 4, 16, 12, 4———4, 4, 6, 16, 8, die Umstülpung geht nicht weiter.

Bei der Beurteilung der Zahlen muß man beachten, daß die Erscheinung im allgemeinen um so intensiver wird, je weiter sie fortschreitet. Bei den meisten der obenerwähnten Versuche konnte ich

dies konstatieren, wobei es gleichgültig war, ob das Präparat sich in Wasser oder in Tanninlösung befand. Vergleicht man die Versuche 1 und 2, so könnte man sogar zu der Meinung kommen, daß die Schnelligkeit in der Tanninlösung größer wäre als in Wasser, aber die Versuche beziehen sich auf zwei verschiedene Haare und gestatten deshalb nicht, einen derartigen Schluß zu ziehen. Größeren Wert muß man den Versuchen 4 bis einschl. 9 beilegen, weil ich in diesen Fällen dasselbe Haar in Tanninlösung und in Wasser untersuchte. Aus dem Ergebnis dieser Versuche darf man schließen, daß das gelöste Tannin keinen bedeutenden Einfluß auf die Schnelligkeit der Umstülpung ausübt.

Gewöhnlich ist in der Tanninlösung die Umstülpung vollkommen, manchmal aber, wie bei Versuch 8 und 9, ist dies nicht der Fall. Vielleicht übt eine lange Einwirkung der Tanninlösung einen dem Leben nachteiligen Einfluß aus, was ich aber nicht näher untersucht habe.

Über den Einfluß der Temperatur auf das Phänomen bemerke ich, daß in Übereinstimmung mit dem osmotischen Charakter der Erscheinung die Intensität der Bewegungen und folglich die Längenzunahme der Haare bei Erhöhung der Temperatur zunimmt. Oben habe ich schon das schnelle Austreten der Haare in siedendem Wasser erwähnt. Nachstehend werde ich noch einige Mitteilungen über die Schnelligkeit der Umstülpung bei verschiedenen Temperaturen machen. Ich bestimmte die Schnelligkeit bei der herrschenden und bei erhöhter Temperatur. In letzterem Fall lag der Objektträger, auf dem das Präparat sich befand, auf einem erwärmten Objekttisch, durch welche mit Hilfe eines heißen Luftmotors Wasser hindurchgeführt wurde, das fortwährend auf derselben Temperatur gehalten wurde. Jeder Versuch bezieht sich auf ein Haar, das der herrschenden oder der erhöhten Temperatur oder abwechselnd beiden ausgesetzt wurde. Die Längenzunahme der Haare in Wasser bei verschiedener Temperatur ist per Minute und in μ angegeben.

1. Versuch: Temperatur 19° C:

20, 20, 20, 20, 20, 20, 20, 16, 20, 24, 20, 16 (im Durchschnitt 20)———16,
24, 32, 24, 32, 28, 20, 24, 32, 28 (im Durchschnitt 26)———28, 44, 28,
36, 40, 28, 40, 44, 36, 48 (im Durchschnitt 37)———60, 72, 64, 56, 56,
68, 52, 48, 56, 60, 52, 64 (im Durchschnitt 59).

2. Versuch: Temperatur 35° C:

56, 48, 68, 64, 72———152, 192.

3. Versuch:

19°: 8, 8, 16, 16, 8, 12, 12, 8 (im Durchschnitt 11),
35°: 56, 84, 88, 100 (im Durchschnitt 82),
19°: 40, 32, 36, 32 (im Durchschnitt 35),
35°: 168, 140 (im Durchschnitt 154).

4. Versuch:

35°: 68, 80, 80 (im Durchschnitt 76),
19°: 8, 8, 12, 8, 16, 4 (im Durchschnitt 9),
35°: 148, 208, 220 (im Durchschnitt 192).

5. Versuch:

35°: 56, 88, 92 (im Durchschnitt 79),
19°: 44, 52, 52 (im Durchschnitt 49),
35°: 196, 308 (im Durchschnitt 252).

Aus obigen Angaben geht hervor, daß Temperaturerhöhung einen großen Einfluß auf die Schnelligkeit der Umstülpung der Haare ausübt und, wie schon früher erwähnt, daß die Intensität der Erscheinung um so größer ist, je weiter der Prozeß fortgeschritten ist.

Durch einen Versuch von Overton kam ich auf den Gedanken, bei den Haaren der Cuphea-Samen einen Versuch anzustellen, dessen Resultat wieder deutlich zeigte, daß die Umstülpung der Haare eine osmotische Erscheinung ist. Zu den Verbindungen, welche ziemlich langsam in die Zellen eindringen, gehört das Glyzerin. Overton[1]) brachte Algen in eine bestimmte hypotonische oder isotonische Glyzerinlösung, deren Konzentration er ganz allmählich durch langsames Verdunsten des Wassers anwachsen ließ. Niemals trat Plasmolyse ein, selbst nicht, wenn der Gehalt an Glyzerin allmählich auf 50 % stieg, weil offenbar jede entstehende kleine Konzentrationsdifferenz Zeit hatte, sich auszugleichen. Als er darauf die Zellen mit einem Male in reines Wasser überführte, vermochte das Glyzerin, welches bis dahin im Zellinnern in derselben Konzentration wie außerhalb desselben vorhanden war, nicht so rasch durch die Plasmahaut nach außen zu diffundieren, daß nicht durch den kolossalen osmotischen Überdruck die Zellhaut gesprengt würde.

Ich legte Durchschnitte der Cuphea-Samen mit teils umgestülpten Haaren auf einen Objektträger in eine hyperisotonische Glyzerinlösung, die 1 Mol Glyzerin auf 1 l Lösung enthielt, und ließ durch Verdunsten des Wassers die Konzentration an Glyzerin allmählich anwachsen, wodurch weiterer Umstülpung vorgebeugt wurde. Nach einem Tage wurden die Präparate plötzlich in Wasser gebracht. Durch den osmotischen Überdruck in den Epidermiszellen stülpten die Haare sich sehr rasch um. Die keulenförmig angeschwollenen Spitzen, in denen die Zellwand am dünnsten und am schwächsten ist, konnten dem Druck nicht widerstehen und platzten, worauf die Haare sich plötzlich zusammenzogen.

1) E. Overton, Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. Vierteljahrsschr. der Naturf. Gesellsch. in Zürich 1895, 40. Jahrg., pag. 159.

Nachdem ich in den vorhergehenden Seiten dargelegt habe, daß das Austreten der Haare eine osmotische Erscheinung ist, welche von dem Leben abhängig ist, werde ich jetzt eine bis in Details vollständige Erklärung des Phänomens geben.

Wenn man gesunde Samen oder Durchschnitte derselben, welche unverletzte Oberhautzellen enthalten, in Wasser legt oder in feuchte Luft bringt, so zieht sowohl die Zellwand als der Zellinhalt Wasser an. Der Druck, den das stark gebogene innere Haar gegen die Zellwand ausübt, wird durch die infolge der Wasseranziehung entstandene Schwellung stärker. Schließlich zerreißt die Außenwand der Oberhautzellen und springt plötzlich ein Stückchen des Haares an der Stelle, wo es festsitzt, aus der Oberhautzelle hervor, was mit Umstülpung seiner Hautschicht verbunden ist. Hiermit fängt das Phänomen an. Eine gewöhnliche Schwellung verursacht den Anfang des Phänomens. Dabei ist es kein Erfordernis, daß das Protoplasma am Leben ist. Diese Ansicht gründet sich auf die folgenden Erwägungen und Beobachtungen.

Wenn man die stark gekrümmten Haare in den Epidermiszellen liegen sieht, dann drängt sich die Annahme auf, daß die Haare einen Druck gegen die Wand ausüben, und wenn man dabei die bedeutende Längenzunahme der durchgeschnittenen Haare in Wasser berücksichtigt, so wird es klar, daß der durch die Schwellung entstandene Druck sehr bedeutend sein muß. Daß dieser das Durchbohren der Außenwand verursachen kann, schließe ich daraus, daß bei Epidermiszellen, die durch höhere Temperatur, durch Behandlung mit Alkohol oder auf andere Weise getötet worden sind, nach liegen in Wasser die Außenwand auch oft durchbohrt und das Haar ein wenig ausgetreten ist.

Der weitere Verlauf des Prozesses kommt durch den osmotischen Druck der in den Epidermiszellen entstandenen Lösung zustande; dazu ist erforderlich, daß das Protoplasma der Epidermiszellen am Leben ist. Wenn das Protoplasma getötet worden ist, so kommen, wie oben erwähnt, manchmal einige Haare nur ein wenig aus der Epidermiszellen zum Vorschein, während die meisten überhaupt nicht austreten. Daß Osmose den weiteren Verlauf des Phänomens beherrscht, ist oben schon genügend bewiesen. An dieser Stelle will ich einige Einzelheiten des osmotischen Prozesses näher betrachten. Der osmotische Druck, der die Umstülpung der Haare zustande bringt, muß einen ziemlich bedeutenden Widerstand überwinden. Der noch nicht umgestülpte Teil des Haares ist vom umgestülpten eng umgeben und dabei einigermaßen hin und her gebogen. Dadurch entsteht zwischen beiden Teilen Reibung, welche während der Umstülpung überwunden werden muß. Die Füll-

masse des Haares muß während der Umstülpung von seiner Hautschicht losgerissen werden, was ebenfalls Arbeit erfordert. Der Prozeß schreitet zufolge des Widerstandes, der nicht immer gleich groß ist, nicht vollkommen gleichmäßig fort, sondern vollzieht sich stoßweise. Wenn der Widerstand abnorm groß ist, z. B. weil ein Teil des Haares doppelt gefaltet ist, so wird der nicht umgestülpte Teil des Haares auf eine abnormale Weise ausgereckt und bleibt die Umstülpung unvollkommen. Während der Ausstülpung muß der osmotische Druck innerhalb der Zelle größer sein als die Summe des osmotischen Druckes außerhalb der Zelle und des Widerstandes.

Je weiter der Prozeß fortschreitet, desto geringer wird der osmotische Druck. Dies hängt mit der Vergrößerung des Zellumens während der Umstülpung des Haares zusammen. Bei sieben Epidermiszellen bestimmte ich Länge, Breite und Höhe und die Länge und Dicke der Haare bei ihrer Spitze und Basis und berechnete den durchschnittlichen Inhalt der Zellen und der Haare. Nach angestellten Messungen werden, wie schon erwähnt, die Haare zufolge der Umstülpung fünf- bis sechsmal länger. Man kann deshalb annehmen, daß die Haare in den Zellen ungefähr $^1/_6$ bis $^1/_5$ des Raumes einnehmen, den sie in umgestülptem Zustande einnehmen. Zieht man den Betrag des Raumes, welchen ein Haar in der Zelle einnimmt, von dem Betrag des Zelleninhaltes ab und addiert man den Betrag des Raumes des umgestülpten Haares zu dem Betrag des Zelleninhaltes, so kann man aus beiden Ergebnissen annähernd berechnen, wieviel Mal das Zellumen zufolge der Umstülpung größer geworden ist. Ich kam dabei zu dem Resultat, daß das Zellumen wohl viermal größer werden kann. Es versteht sich, daß diese Vergrößerung mit der Verdünnung des Zellsaftes durch das eindringende Wasser zusammenhängt, die den osmotischen Druck in der Zelle verringert. Diese Abnahme kann mittels eines Experimentes nachgewiesen werden. Bei einigen Haaren habe ich mit großen Intervallen bestimmt, wie konzentriert eine Chlornatriumlösung sein muß, um die Umstülpung zum Stillstand zu bringen und eine geringe Zusammenziehung der Haare zu verursachen. Die nachstehenden Angaben beziehen sich auf zwei Epidermiszellen, bei welchen während der Umstülpung des Haares drei- resp. viermal der osmotische Druck bestimmt wurde. Die Konzentrationen der Chlornatriumlösungen sind in Mol auf 1 l Lösung angegeben.

1. Versuch: 0,525, 0,250, 0,200.
2. Versuch: 0,375, 0,250, 0,175, 0,125.

Bemerkenswert ist es, daß im allgemeinen die Schnelligkeit der Umstülpung um so größer wird, je weiter die Umstülpung fortschreitet, während der osmotische Druck in der Zelle abnimmt. Dieser Schluß wird durch nachstehende Angaben begründet. Sie beziehen sich auf zwei Haare, bei welchen während der Umstülpung mit großen Intervallen mit Chlornatriumlösungen der osmotische Druck, oder richtiger gesagt, die Konzentration der Chlornatriumlösung, welche Stillstand und geringe Zusammenziehung des Haares verursachte, bestimmt wurde. Die Konzentration der Chlornatriumlösungen ist in Mol auf 1 l Lösung, die Länge des Haares und die Längenzunahme per Minute in μ angegeben.

1. Versuch.

Länge des Haares	Mol NaCl	Längenzunahme per Minute
84	0,525	24, 30, 26, 32, 32, im Durchschnitt 29
236	0,250	36, 36, 36, 40, 44, „ „ 38
436	0,200	72, 72, 80, 72, 80, „ „ 75

2. Versuch.

Länge des Haares	Mol NaCl	Längenzunahme per Minute
136	0,375	10, 8, 2, 2, 6, 6, 10, 4, 4, 8, 8, 6, 14, 4, 12, 14, 9, 7, 14, 16, 16, 16, im Durchschnitt 9
340	0,250	30, 22, 20, 28, 24, 28, 28, 16, im Durchschnitt 25
536	0,175	20, 16, 12, 20, 8, 16, 18, 18, 28, 24, 24, im Durchschnitt 19
736	0,125	10, 14, 14, 22, 20, 32, 28, 20, 28, 20, 20, 20, 36, 24, 32, 28, 28, 16, 20, 36, 64, im Durchschnitt 25

Diese Versuche zeigen, daß während der Umstülpung der osmotische Druck fortwährend abnimmt und die Schnelligkeit, die besonders im Anfang bedeutend geringer ist als am Ende, im allgemeinen zunimmt. Die Zunahme der Schnelligkeit wird dadurch verursacht, daß der Widerstand, den die Umstülpung erfährt, allmählich geringer wird. Daß die Schnelligkeit nicht ganz regelmäßig größer wird, kommt dadurch, daß der Widerstand in dem einen Augenblick größer ist als in dem andern, was von der Lage des noch nicht umgestülpten Teiles des Haares in der Zelle und im umgestülpten Teil des Haares abhängt. Im allgemeinen nimmt aber während der Umstülpung der Widerstand allmählich ab, weil der nicht umgestülpte Teil des Haares, der längs der Innenseite des umgestülpten reibt, fortwährend kürzer, die Reibung

also geringer wird. Hiermit hängt es zusammen, daß die Umstülpung der Spitze des Haares mit einem Ruck stattfindet.

Wenn Haare sich ganz umgestülpt haben, kann man oft mit einem Okular-Mikrometer feststellen, daß sie sich noch etwas strecken, was eine Folge des in den Haaren herrschenden osmotischen Druckes ist. Die langen dünnen Haare sind dann faßt gerade, wenn sie nämlich nicht auf ein Hindernis gestoßen sind. Nach einiger Zeit verkürzen die Haare sich. Diese Verkürzung geht langsam, aber ständig vor sich; die spiralige Struktur der Haare wird immer deutlicher; nach ein paar Tagen haben die Haare sich stark zusammengezogen und gekrümmt.

Correns hat diese Erscheinung zu erklären versucht. Dieser Forscher meint, daß der innere Druck, der nach der Umstülpung in den Haaren herrscht, später, wenn die Haare kollabieren, aufgehoben wird. Er nimmt an, daß die gequollene Substanz in den Haaren in lösliche übergeht und, an der Spitze des Haares die Wand passiert.

Wie schon erwähnt, füllen die Haare sich vom Anfang der Umstülpung an mit einer Lösung. Die Oberhautzellen enthalten lösliche Substanz und das von außen durch die Wand eindringende Wasser bildet das Lösungsmittel. Die Lösung verursacht einen starken osmotischen Druck. Mit Correns nehme ich an, daß, wenn nach der Umstülpung die Haare sich zusammenziehen, der innere Druck allmählich abnimmt, aber ich meine, daß man die Erscheinung auf eine andere Weise erklären muß. Ein Anzeichen, daß speziell an der Spitze gelöster Stoff die Wand passiert, habe ich nicht entdecken können. Die Wand ist an der Spitze wohl dünner als an anderen Stellen; aber einen prinzipiellen Unterschied gibt es nicht. Ich habe darum nach einer anderen Erklärung gesucht und eine gefunden, die mit der Natur des Cuphea-Phänomens übereinstimmt.

Ich nehme an, daß das Protoplasma der Oberhautzellen für die im Zellsaft gelöste Substanz in sehr geringem Maße permeabel ist, und daß demzufolge nach der Umstülpung der osmotische Druck allmählich abnimmt und demzufolge Zusammenziehung der Haare stattfindet.

Noch eine Erscheinung, auf welche Correns aufmerksam gemacht hat, will ich an dieser Stelle erwähnen, nämlich die Körnchen im Zellsaft, die sich während der Umstülpung nach der Spitze des Haares bewegen und sich dort ansammeln. Da Correns nie ein Körnchen den Rückweg einschlagen sah, auch nicht nach der Umstülpung, meinte er, daß die Ansammlung der Körnchen in der Spitze des Haares aus dem Durchgang von gelöster Substanz zu erklären wäre. Ich glaube, daß man die Erscheinung auf folgende Weise erklären muß.

Während der Umstülpung strömt der in den Epidermiszellen anwesende Zellsaft zum Teil in die Haare und führt Körnchen mit sich. Es entsteht daher eine Strömung nach der Spitze des Haares. Demzufolge bewegen sich die im Haar anwesenden Körnchen nach der Spitze. Man kann beobachten, daß sie sich schneller bewegen als die noch nicht ausgestülpte Spitze, die sie einholen. Dies wird dadurch verursacht, daß das Haar sich nicht nur umstülpt, sondern sich auch streckt, was besonders dazu beiträgt, die Strömung zu beschleunigen. Die Bewegung der Körnchen nach der Spitze ist keine gleichmäßige, sondern sie geht mit der Umstülpung stoßweise vor sich. Wenn die Spitze sich mit einem Ruck umstülpt, eilen noch einige Körnchen der Spitze zu.

Die Füllmasse des Haares wird während der Umstülpung ausgestoßen und ragt hervor. Die Körnchen können aber nicht ausgestoßen werden, weil sie innerhalb der Wand liegen. Demzufolge und infolge der Strömung im Haar, die nach der Spitze gerichtet ist, sammeln sie sich in der Spitze des Haares an.

An dieser Stelle will ich noch eine Nebenerscheinung behandeln, die ich in vielen Fällen beobachtet habe und die zur genaueren Kenntnis der Einzelheiten des normalen Prozesses beiträgt. In verschiedenen Fällen, in denen die Haare sich unter abnormalen Verhältnissen befanden, sah ich, daß der noch nicht umgestülpte Teil des Haares, statt stark zusammengepreßt zu sein, ganz oder zum Teil mehr oder weniger gestreckt war und statt der Form einer Schraube mit sehr kurzen Windungen die eines spiralig gedrehten Schlauches mit weiten Windungen besaß (Fig. 14). Beim Studium dieser abnormalen Abweichung bin ich zu dem Resultat gekommen, daß man sie auf verschiedene Weise hervorrufen kann, und daß bei derselben verschiedene Faktoren im Spiel sein können, wie aus den folgenden Beobachtungen hervorgeht.

Fig. 14. Teil eines Haares, von dem das noch nicht umgestülpte Teil sich gestreckt hat.

Ich konnte diese abnormale Erscheinung manchmal in Lösungen von Salzen, von Chlornatrium und Kaliumnitrat, von Säuren, von Weinsäure und Oxalsäure, in konzentrierter Ureumlösung beobachten, weiter bei Präparaten, die während einiger Tage in Spiritus von 50—90 Vol.-Proz. gelegen hatten und nach Überführung in Wasser die Umstülpung zeigten, sowie bei Präparaten, die in 25%ige Saccharoselösung erwärmt und danach in Wasser gebracht worden waren. Besonders

deutlich sah ich die Erscheinung bei Präparaten, die aus Glyzerinlösungen in Wasser übergeführt worden waren.

Wie schon erwähnt, strecken durchgeschnittene noch nicht umgestülpte Haare sich im Wasser, während ganze noch nicht umgestülpte Haare und der noch nicht umgestülpte Teil derselben unter normalen Verhältnissen stark zusammengepreßt sind. Diese Zusammenpressung ist namentlich eine Folge des osmotischen Druckes in den Epidermiszellen. Daher kommt es, daß Haare aus verletzten Zellen sich strecken, und das häufig Streckung von noch nicht ausgestülpten Teilen stattfindet, wenn das Austreten der Haare unter abnormalen Verhältnissen verläuft, durch welche der osmotische Druck in den Zellen abgenommen hat oder die Differenz zwischen dem Druck innerhalb und außerhalb der Zelle kleiner geworden ist.

Lösungen von Chemikalien verkleinern die Differenz zwischen dem Druck innerhalb und außerhalb der Zelle und könnten daher auch die Streckung verursachen. Wenn man austretende Haare in eine isotonische oder hypertonische Salzlösung bringt, bemerkt man jedoch nichts von der obenerwähnten Streckung. Nur unter bestimmten Verhältnissen tritt sie ein. Die Präparate müssen nämlich lange Zeit, wenigstens während einiger Stunden, in der Salzlösung liegen und die Salzlösung muß in das Innere des Haares hineingedrungen sein, um den Effekt des osmotischen Druckes aufzuheben und die Streckung hervortreten zu lassen.

Einige Chemikalien üben einen dem Leben nachteiligen Einfluß aus, der mit einer Abnahme des osmotischen Druckes in der Zelle verbunden ist, wahrscheinlich zufolge einer Zunahme der Permeabilität des Protoplasmas für die im Zellsaft gelösten Stoffe. Dies kann auch eine Streckung des noch nicht umgestülpten Teiles des Haares in der noch lebenden Zelle veranlassen. Ich beobachtete dies u. a. bei Haaren, welche in einer in geringem Maße hypertonischen Kupfersulfatlösung gelegen hatten. Die Abnahme des osmotischen Druckes zeigte sich nicht nur in der Streckung des nicht umgestülpten Teiles des Haares, sondern auch in einer Verkürzung oder Zusammenziehung des Haares und bei Versuchen mit Chlornatriumlösungen vor und nach dem Liegen in der Kupfersulfatlösung.

Das Eintreten der Abweichung nach Behandlung mit Alkohol und nach Einwirkung höherer Temperatur muß auch dem nachteiligen Einfluß der Behandlung zugeschrieben werden, welche eine Abnahme des osmotischen Druckes zur Folge hat, die wahrscheinlich durch Zunahme

der Permeabilität für die im Zellsaft gelösten Stoffe verursacht wird, deshalb durch Exosmose.

Die Versuche mit Glyzerin zeigten, daß die Abweichung unter bestimmten Verhältnissen auch eintreten kann, wenn der osmotische Druck in den Epidermiszellen erhöht ist. Ich brachte Durchschnitte der Samen in eine Glyzerinlösung, die 1 Mol Glyzerin auf 1 l Lösung enthielt und ließ sie während eines oder mehrerer Tage in dieser liegen, während durch freiwilliges Verdunsten des Wassers die Konzentration des Glyzerins einige Male stärker wurde. Das Glyzerin, das das Protoplasma langsam durchgehen läßt, war dann in die Zellwand, in den Zellinhalt und in das Haar eingedrungen. Danach brachte ich die Präparate in Wasser. Die Haare kamen darauf bald aus den Epidermiszellen zum Vorschein und stülpten sich mit großer Schnelligkeit um. Dabei konnte ich feststellen, daß der noch nicht umgestülpte Teil des Haares sich bedeutend streckte. Gewöhnlich konnte ich das bei dem vorderen Teil zuerst beobachten und bald darauf bei dem ganzen noch nicht umgestülpten Teil des Haares. Daß in diesem Fall keine Abnahme, sondern vielmehr eine Steigerung des osmotischen Druckes stattgefunden hat, geht daraus hervor, daß die stark gespannte Zellwand des Haares an seiner Spitze reißt, worauf das Haar sich plötzlich zusammenzieht.

Daß der nicht ausgestülpte Teil des Haares sich trotz der Steigerung des osmotischen Druckes im Zellsaft so bedeutend streckt, muß man der Anwesenheit des Glyzerins in dem nicht umgestülpten Teil des Haares zuschreiben. Bei der Überführung in Wasser streckt sich der noch nicht umgestülpte Teil zufolge stärkerer Wasseranziehung. Diese Erklärung stützt sich auf die folgenden Beobachtungen. Abgeschnittene Haare aus durchgeschnittenen Oberhautzellen, die aus der Glyzerinlösung in Wasser gebracht worden sind, strecken sich so bedeutend, daß die spiralige Windung manchmal nicht mehr wahrnehmbar ist, also in höherem Maße als abgeschnittene Haare, die sich nicht zuvor in Glyzerinlösung befanden. Wenn die Durchschnitte des Samens aus der Glyzerinlösung nicht direkt in Wasser übergeführt werden, sondern erst während einiger Stunden zur Entfernung des Glyzerins in absolutem Alkohol liegen, so tritt nach Überführung in Wasser die Abweichung nicht mehr ein. Dieses beweist, daß man im vorliegenden Fall das Eintreten der Abweichung speziell der Anwesenheit des Glyzerins zuschreiben muß, welche verursacht, daß nach Überführung in Wasser der noch nicht umgestülpte Teil des Haares viel mehr Wasser aufnimmt als unter normalen Verhältnissen der Fall ist.

Da das Protoplasma für Alkohol sehr permeabel ist, ist der osmotische Druck während der Umstülpung im Wasser bedeutend schwächer als wenn das Glyzerin nicht durch absoluten Alkohol ersetzt ist. Im Zusammenhang hiermit geht die Umstülpung viel langsamer vor sich und reißt das Haar nicht. Nach der Überführung aus Glyzerin in Wasser belief die Verlängerung der Haare sich im Anfang schon auf 400 bis 700 μ per Minute und nach dem Ersatz des Glyzerins durch absoluten Alkohol war bei vier Haaren desselben Samens nach Überführung in Wasser die Verlängerung in μ per Minute wie folgt:

1. Versuch: 112, 140. 204, 280, 360,
2. „ 104, 156, 180, 260,
3. „ 60, 104, 128, 140, 240, 200, 380,
4. „ 76, 80, 92, 104, 100, 160, 172, 248, 220.

Im Anschluß an die oben erwähnten Versuche mit Glyzerinlösungen will ich noch auf eine interessante Erscheinung aufmerksam machen. Wie oben erwähnt, befindet sich in den noch nicht umgestülpten Haaren eine Füllmasse. Diese ist manchmal verflüssigt oder verschleimt. Während der Umstülpung wird in diesem Fall keine schraubenförmige Füllmasse ausgestoßen. Nur das spiralförmige Schraubengewinde ist nach der Umstülpung wahrnehmbar. Die Verflüssigung oder Verschleimung der Füllmasse erleichtert gewiß die Umstülpung. Sehr wahrscheinlich ist es, daß die Verschleimung oder Verflüssigung der Füllmasse durch Enzymwirkung verursacht wird. Auch in Glyzerinlösungen kann die Verschleimung und Verflüssigung weiter gehen. Nachdem Durchschnitte der Samen während einiger Tage in einer Glyzerinlösung von 1 Mol gelegen hatten, deren Konzentration durch freiwillige Verdunstung des Wassers allmählich zunahm, wurde nach Überführung in Wasser während der Umstülpung keine Füllmasse ausgestoßen, obschon die Durchschnitte von einem Samen herrührten, dessen Haare reichlich Füllmasse enthielten. Es kommt mir wahrscheinlich vor, daß die Verschleimung und Verflüssigung der Füllmasse dem Eintreten der Streckung des noch nicht umgestülpten Teiles des Haares förderlich ist.

Ich habe jetzt das Austreten der Haare des Cuphea-Samens in seinen Einzelheiten behandelt und nach meiner Meinung für das Phänomen eine sehr befriedigende Erklärung gegeben. Auf Grund meiner Untersuchungen nehme ich an, daß die Durchbohrung der Zellwand durch Schwellung verursacht wird, daß die Umstülpung der Haare eine vom Leben abhängige osmotische Erscheinung ist und die nachherige Zusammenziehung auf eine geringe Permeabilität des Plasmas für den im Zellsaft gelösten Stoff zurückgeführt werden muß.

Bestimmung des Molekulargewichtes und des Dissoziationsgrades von Elektrolyten.

Nachdem ich zu der Überzeugung gekommen war, daß die Umstülpung der Haare eine osmotische Erscheinung ist, erhob sich die Frage, ob es möglich sein würde mit Hilfe der Haare annähernd das Molekulargewicht chemischer Körper und den Dissoziationsgrad von Elektrolyten zu bestimmen, wie dies de Vries mit großem Erfolg mit Hilfe seiner plasmolytischen Methode getan hat. Es ist mir gelungen, für solche Bestimmungen eine Methode zu finden, mit welcher ich sehr befriedigende Resultate erzielt habe.

Meine Methode ist von den von Hugo de Vries ausfindig gemachten Methoden, der plasmolytischen und der der Gewebespannung, verschieden. Sie ist keine plasmolytische Methode; sie stützt sich nicht auf das Zurückziehen des Protoplasmas von der Wand, sondern auf den Eintritt des Stillstandes des osmotischen Phänomens, das die Haare der Cuphea-Samen zeigen.

Die erste Schwierigkeit, die ich bei dem Ausarbeiten meiner Methode überwinden mußte, bestand in dem ungleichmäßig großen osmotischen Druck, der in den Epidermiszellen verschiedener Samen, auch in den Epidermiszellen eines und desselben Samens und während der Umstülpung selbst in einer und derselben Epidermiszelle herrscht.

De Vries hat für die Anwendung seiner plasmolytischen Methode zunächst von seinen Indikatorpflanzen gefordert, daß die Plasmolyse in sämtlichen Zellen des für die Untersuchung dienenden Gewebes bei genau derselben Konzentration der angewendeten Lösungen anfängt. Er bedauert es sehr, daß es ihm trotz vielfacher Bemühungen in 4 Jahren nicht gelungen ist, mehr als drei Indikatorpflanzen ausfindig zu machen.

Es würde gewiß von großem Vorteil gewesen sein, wenn der osmotische Druck in allen Epidermiszellen gleich groß gewesen wäre. Die Aussicht, bei dem Geschlecht Cuphea oder anderen Geschlechtern der Lythraceae ein derartiges Objekt zu entdecken, war auf Grund der von de Vries im Pflanzenreich gemachten Erfahrungen äußerst gering. Darum habe ich einen anderen Weg eingeschlagen, um die Schwierigkeit zu beseitigen. Ich habe mir die Frage gestellt, ob es bei einer und derselben in einem gewissen Stadium sich befindenden Epidermiszelle nicht möglich sein würde, die Konzentrationen verschiedener Lösungen zu bestimmen, die eben genügten, um das Phänomen zum Stillstand zu bringen.

Ich ging darauf auf die folgende Weise an die Arbeit. Ich machte Durchschnitte der Samen, ließ die Haare in Wasser ein wenig austreten, wählte für die Untersuchung ein geeignetes Haar aus, von dem ich, um Verwechslung mit anderen Haaren vorzubeugen, die Stelle im Präparat bestimmte. Danach brachte ich das Präparat in Lösungen verschiedener Konzentration; z. B. Saccharoselösungen, zuerst in eine schwache Lösung und darauf hintereinander jedesmal in eine stärkere, bis die Umstülpung des Haares zum Stillstand kam. Wenn ich während einer Minute mit Hilfe eines Okularmikrometers keine Verlängerung des Haares mehr beobachten konnte, so nahm ich an, daß die beabsichtigte Konzentration ermittelt war. Manchmal beobachtet man nach der Überführung eines Präparates in eine stärkere Lösung eine sehr geringe Zusammenziehung. Bei späteren Versuchen habe ich das Überführen in stärkere Lösungen solange fortgesetzt bis ich mit Hilfe des Okularmikrometers eine sehr geringe Verkürzung des Haares feststellen konnte und die Konzentrationen der Lösungen berücksichtigt, die eine derartige Verkürzung hervorriefen.

Nachdem die Konzentration der Lösung, die Stilltand oder sehr geringe Zusammenziehung verursachte, bestimmt worden war, wurde bei demselben Haar der Versuch mit einer Reihe Lösungen eines anderen Stoffes wiederholt, um wieder die Konzentration der Lösung zu ermitteln, welche die Erscheinung zum stehen brachte oder eine sehr geringe Verkürzung des Haares verursachte. Auf diese Weise konnte ich die Konzentrationen von zwei isotonischen Lösungen von zwei verschiedenen Stoffen ausfindig machen und aus den Konzentrationen der Lösungen und dem Molekulargewicht des einen Stoffes das des anderen berechnen. Falls ich mit Lösungen von Elektroliten Versuche anstellte, konnte ich, wenn die Konzentrationen der Lösungen, die Molekulargewichte der Stoffe und der Dissoziationsgrad des einen Elekrolits bekannt waren, den Dissoziationsgrad des anderen berechnen.

Da der osmotische Druck in den Epidermiszellen und der Widerstand in den Haaren sich während der Umstülpung ändern, müssen die Bestimmungen der Konzentrationen der isotonischen Lösungen schnell nacheinander ausgeführt werden. Das Haar muß während der beiden Bestimmungen ungefähr dieselbe Länge beibehalten. Selbstverständlich hat, wenn man die zweite Bestimmung ausführt, die Länge des Haares ein wenig zugenommen, aber man muß auf eine derartige Weise arbeiten, daß die Verlängerung sich bis auf ein Minimum beschränkt. Darum bringt man das Präparat nach Bestimmung der ersten Konzentration

nicht in Wasser, sondern direkt in eine Lösung des zweiten Stoffes, und zwar vorzugsweise in eine Lösung, deren Konzentration nur wenig geringer ist als die jener isotonischen Lösung, welche man ausfindig machen will. Das Überführen des Präparates in die Lösung eines anderen Stoffes macht keine Schwierigkeit, wenn die beiden Stoffe nicht chemisch aufeinander einwirken. Der eine Stoff wird durch Überführung in die Lösungen des anderen Stoffes weggewaschen und wenn ein wenig der ersten Lösung zurückbleiben würde, so würde das doch keinen Fehler in die Rechnung bringen, weil die Summe der osmotischen Partialdrucke dem ganzen osmotischen Druck gleich ist.

Um genauere Ergebnisse zu erzielen, habe ich mich bei jedem Versuch nicht auf zwei Bestimmungen, jede mit einer Reihe der Lösungen, beschränkt, sondern machte wenigstens drei Bestimmungen, gewöhnlich fünf und oft noch mehr, vorzugsweise eine ungerade Anzahl, und zwar auf solche Weise, daß ich abwechselnd eine Bestimmung mit den Lösungen des einen Stoffes und eine mit denen des anderen ausführte. Aus den erhaltenen Zahlen berechnete ich die durchschnittlichen Werte, welche die Konzentrationen der beiden isotonischen Lösungen angaben.

So lange ich mit Stoffen arbeitete, für welche das Protoplasma nicht oder nur in geringem Maße permeabel ist, führte die Methode zu guten Resultaten. Dies ändert sich, wenn man mit Stoffen operiert, welche das Protoplasma durchgehen läßt. Stoffe, für welche das Protoplasma sehr permeabel ist, sind für die erwähnten Versuche überhaupt nicht geeignet. Die Resultate sind nicht zuverlässig oder die Umstülpung hört überhaupt nicht auf. Mit Stoffen, welche das Protoplasma sehr langsam durchgehen läßt, kann man zwar noch verwendbare Resultate erzielen, wenn man die Methode etwas modifiziert. Wenn man in der oben angegebenen Weise operiert, so kann es geschehen, daß weder ein Stillstand noch eine Zusammenziehung eintritt, und im anderen Fall sind die erhaltenen Zahlen zu hoch. Ich wusch die Präparate jedesmal mit Wasser aus, ehe ich sie in eine stärkere Lösung brachte, um den Stoff, den das Protoplasma durchgehen läßt und der demzufolge den Druck in der Zelle erhöht, wieder zu entfernen. Wenn Zusammenziehung erzielt worden war, so wurde mit Lösungen eines anderen Stoffes der vergleichende Versuch angestellt. Wie gewöhnlich wurden beide Versuche einige Male wiederholt.

Nachstehend teile ich mit, auf welche Weise ich die Lösungen dargestellt habe und wie stark ihre Konzentrationen sind. Sie können auf zweierlei Weise angefertigt werden. Man kann eine gewisse ge-

wogene Menge Stoff in einer gewissen gewogenen Menge Wasser lösen, und man kann eine gewisse gewogene Menge Stoff in soviel Wasser lösen, daß die Lösung ein bestimmtes Volumen einnimmt. Wenn die Lösungen nach der ersten Methode hergestellt worden sind, so ist das Verhältnis zwischen den Mengen des gelösten Stoffes in den isotonischen Lösungen und den Molekulargewichten ein besseres, als wenn die Lösungen nach der zweiten Methode angefertigt worden sind.

Bei Untersuchungen über das elektrolytische Leitvermögen werden die Lösungen meist nach letzterer Methode dargestellt, während bei Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung und Siedepunktserhöhung meist die erste Methode angewendet wird. Ich habe beide Methoden benutzt. Anfangs wog ich das Lösungsmittel; später verdünnte ich die Lösungen bis zu einem bestimmten Volumen. Wie man aber auch arbeitet, will man die erzielten Resultate sowohl mit den Resultaten der Berechnung des Dissoziationsgrades aus dem Wert des elektrolitischen Leitvermögens als auch mit denen, zu welchen der Wert der Gefrierpunktserniedrigung und der Siedepunktserhöhung führt, vergleichen, nie wird man zeitraubende Umrechnungen vermeiden können.

Die Konzentrationen der zuerst angewendeten Saccharose- und Chlornatriumlösungen betrugen 14—36 g Saccharose auf 100 g Wasser, aufsteigend mit 2 g und 1,4—3,8 g Chlornatrium auf 100 g Wasser, aufsteigend mit 0,2 g. Die später benutzten Konzentrationen stiegen mit $^1/_{40}$ Mol per Liter Lösung, so daß von jedem Stoff ungefähr 35 Lösungen zu meiner Verfügung standen. Man muß über soviel Lösungen verschiedener Konzentration verfügen, weil der osmotische Druck in den Epidermiszellen besonders bei verschiedenen Samen sehr verschieden ist.

Ehe ich die Resultate erwähne, die ich bei der Bestimmung des Molekulargewichtes und des Dissoziationsgrades erzielte, werde ich eine Reihe von Versuchen besprechen, die ich mit Chlornatriumlösungen verschiedener Konzentration anstellte und durch die ich die Methode besser kennen zu lernen beabsichtigte.

Wenn man ein Präparat mit einem austretenden Haar nacheinander mit Chlornatriumlösungen von aufsteigender Konzentration behandelt, so wird schließlich Stillstand und bald darauf eine geringe Zusammenziehung des Haares eintreten. Wenn man danach das Präparat wieder in eine schwächere, hypotonische Lösung bringt, so wird das Haar wieder länger und nach Überführung in aufsteigend stärkere Lösungen wird wieder Stillstand und darauf geringe Zusammenziehung eintreten. Auch kommt es vor, daß man keinen Stillstand konstatieren kann, d. h., daß das

Haar nicht während einer Minute seine Länge beibehält, sondern daß es nach Überführung in eine stärkere Lösung direkt eine geringe Zusammenziehung zeigt. Den Versuch kann man bei einem und demselben Haar wohl 10 mal wiederholen. Die Lösungen, welche Stillstand oder eine geringe Zusammenziehung verursachen, haben selbstverständlich nicht alle dieselbe Konzentration. Dies ist auch der Fall, wenn die Versuche unmittelbar nacheinander angestellt werden. Die innere Reibung in dem sich umstülpenden Haar ist natürlich nicht immer dieselbe. Während der Versuche wird das Haar länger, das Lumen der Zelle deshalb größer, der Zellsaft demzufolge verdünnter und der osmotische Druck in der Zelle kleiner. Auch muß man die Möglichkeit berücksichtigen, daß, während man experimentiert, etwas Chlornatrium durch die Plasmawand in die Zelle eindringen kann, wodurch der osmotische Druck etwas zunehmen würde. Wenn man nun die Durchschnittskonzentration von 3 oder 5 Bestimmungen nimmt, wobei man jedesmal eine Bestimmung überschlägt, sowie auch die Durchschnittskonzentration der 2 oder 4 dazwischen gelegenen Bestimmungen, dann kann man erwarten, daß die beiden Durchschnittswerte nur wenig voneinander abweichen. Es zeigte sich, daß dies auch der Fall war.

Im Zusammenhang hiermit habe ich denn auch, wenn ich mit zwei Reihen Lösungen von zwei verschiedenen Stoffen operierte, abwechselnd jedes Haar mit den Lösungen des einen und mit den Lösungen des anderen Stoffes untersucht und die beiden Durchschnittswerte einiger Bestimmungen verwendet. Nachstehend werde ich die Resultate derjenigen Versuche erwähnen, die ich ausschließlich mit Chlornatriumlösungen anstellte. Die Zahlen deuten die Konzentrationen der Lösungen an, in welche das Präparat hintereinander gebracht wurde, in Mol Chlornatrium per Liter Lösung. Die Konzentrationen steigen mit $^1/_{40}$ Mol per Liter auf. V bedeutet, daß Verlängerung, S daß Stillstand während einer Minute und Z daß eine geringe Zusammenziehung beobachtet worden ist.

1. Versuch.

0,400 V	0,750 Z	0,675 V	0,750 Z	0,775 V
0,450 V	0,700 V	0,700 V	0,700 V	0,800 V
0,475 V	0,725 V	0,725 V	0,725 V	0,825 Z
0,500 V	0,750 Z	0,750 Z	0,750 V	0,725 V
0,550 V	0,700 V	0,700 V	0,775 V	0,750 V
0,600 V	0,725 V	0,725 V	0,800 Z	0,775 V
0,650 V	0,750 Z	0,750 Z	0,700 V	0,800 V
0,700 V	0,700 V	0,700 V	0,725 V	0,825 Z
0,725 V	0,725 Z	0,725 V	0,750 V	

2. Versuch.

0,300 V	0,500 V	0,475 V	0,500 Z	0,450 V
0,350 V	0,525 Z	0,500 Z	0,450 V	0,475 V
0,400 V	0,400 V	0,450 V	0,475 V	0,500 Z
0,450 V	0,450 V	0,475 V	0,500 Z	

3. Versuch.

0,250 V	0,425 V	0.425 V	0,425 V	0,400 V
0,300 V	0,450 S	0,450 S	0,450 V	0,425 V
0,350 V	0,475 Z	0,475 Z	0,475 S	0,450 V
0,400 V	0,400 V	0,400 V	0,500 Z	0,475 S
0,425 V	0,425 V	0,425 V	0,400 V	0,500 Z
0,450 S	0,450 S	0,450 S	0,425 V	0,425 V
0,475 S	0,475 S	0,475 S	0,450 V	0,450 S
0,500 Z	0,500 Z	0,500 Z	0.475 S	0,475 S
0,400 V	0,400 V	0,400 V	0,500 Z	0,500 Z

4. Versuch.

0,350 V	0,375 Z	0,400 S	0,400 S	0,425 Z
0,375 Z	0,325 V	0,425 Z	0,425 Z	
0,325 V	0,350 V	0,350 V	0,375 V	
0,350 S	0,375 S	0,375 V	0,400 S	

Hier unten sind in Prozenten die Differenzen zwischen den Durchschnittswerten von zwei, drei, vier und fünf Konzentrationen angegeben, die Zusammenziehung oder Stillstand verursachten, und die der zwischengelegenen Konzentrationen, die sich ebenso verhielten.

Die Zahlen beziehen sich auf die obenerwähnten Versuche.

(S. Tabelle pag. 403 oben.)

Aus vorstehenden Zahlen geht hervor, daß die Differenzen oder Fehler im allgemeinen kleiner sind, je größer die Anzahl der Konzentrationen ist, aus welcher die durchschnittliche Konzentration berechnet wird, und ferner, daß die Differenzen oder Fehler im allgemeinen kleiner erscheinen, wenn Stillstand als wenn Zusammenziehung als Richtschnur angenommen wird.

Die obenerwähnten Versuche habe ich angestellt, als ich schon die meisten Bestimmungen des Dissoziationsgrades und des Molekulargewichtes ausgeführt hatte, bei denen ich in den meisten Fällen geringe Zusammenziehung als Richtschnur gewählt hatte. Die erzielten Resultate, welche ich hier unten erwähnen werde, zeigen trotzdem die Brauchbarkeit der Methode. An einem Beispiel will ich die Methode erläutern. Die Bedeutung der Buchstaben V, S und Z ist dieselbe, wie oben erwähnt. Die Konzentrationen der Lösungen, die $^1/_{40}$ Mol per Liter Lösung differieren, sind wieder in Mol per Liter Lösung angegeben.

(S. Tabelle pag. 403 unten.)

	Anzahl der berücksichtigten Konzentrationen	Größte Differenz in Prozenten	Durchschnittliche Differenz in Prozenten
1. Versuch. Zusammenziehung als Richtschnur	1 und 2 2 „ 3 3 „ 4 4 „ 5	3,4 1,7 1,4 1,2	1,6 1 0,8 0,7
2. Versuch. Zusammenziehung als Richtschnur	1 und 2 2 „ 3	2,5 1,7	0,8
3. Versuch. Zusammenziehung als Richtschnur	1 und 2 2 „ 3 3 „ 4 4 „ 5	5,3 5,3 3,4 2,6	2,6 2,6 2,6
Stillstand als Richtschnur	1 und 2 2 „ 3 3 „ 4 4 „ 5	2,8 3,6 2,3 1,6	1,2 1,5 1,2
4. Versuch. Zusammenziehung als Richtschnur	1 und 2 2 „ 3	6,7 2,1	4,3
Stillstand als Richtschnur	1 und 2	3,2	1,6

Die Konzentration, welche Zusammenziehung hervorrief, betrug im Durchschnitt 0,708 Mol bei den Saccharoselösungen und 0,437 Mol. bei den Chlornatriumlösungen. Nach dem Experiment ist deshalb eine Saccharoselösung von 0,708 Mol isotonisch mit einer Chlornatriumlösung von 0,437 Mol.

Aus diesen Angaben habe ich den Dissoziationsgrad der Chlornatriumlösung berechnet. Dies kann auf zweierlei Weise geschehen. Man kann nämlich annehmen, daß in gleichen Volumina der iso-

Chlornatrium 0,200 V 0,225 V 0,250 V 0,275 V 0,300 V 0,325 V 0,350 V 0,375 S 0,400 Z	Saccharose 0,600 V 0,625 V 0,650 V 0,675 S 0,700 Z Chlornatrium 0,350 V 0,375 V 0,400 V	0,425 S 0,450 Z Saccharose 0,650 V 0,675 V 0,700 V 0,725 Z Chlornatrium 0,375 V 0,400 V	0,425 V 0,450 Z Saccharose 0,650 V 0,675 S 0,700 Z Chlornatrium 0,400 V 0,425 V 0,450 Z

tonischen Lösungen gleichviel Moleküle und Ionen anwesend sind oder daß in gleichen Mengen Wasser sich gleichviel Moleküle und Ionen befinden. Auf beiderlei Weise habe ich die Berechnungen ausgeführt, was mit zeitraubenden Umrechnungen verbunden ist. Wenn man, wie oben, von Lösungen ausgeht, in welchen auf 1 l Lösung bestimmte Mengen Stoff vorkommen, so muß man das spezifische Gewicht der isotonischen Lösungen berücksichtigen oder den Raum, den der gelöste Stoff in der Lösung einnimmt, berechnen, um bestimmen zu können, wieviel Stoff in 1000 g Wasser gelöst ist. Wenn man dagegen von Lösungen ausgeht, in welchen bestimmte Mengen Stoff in einer bestimmten Menge Wasser, z. B. 1 l, gelöst sind, so muß man berechnen, wieviel Stoff in 1 l Lösung gelöst ist.

Mit Hilfe der Tabellen von Kohlrausch und Holborn[1]) habe ich den Dissoziationsgrad α des Chlornatriums nach der Gleichung $\alpha = \frac{\Lambda}{\Lambda\infty}$ aus dem elektrolytischen Leitvermögen berechnet. Mit Hilfe der Tabellen von Landolt und Börnstein[2]) habe ich das scheinbare Molekulargewicht und den Dissoziationsgrad des Chlornatriums nach den Gleichungen $M = \frac{100\ p}{d\ g}\ c$ und $M = \frac{100\ p}{D\ g}\ C$ aus der Gefrierpunktserniedrigung und der Siedepunktserhöhung berechnet. In diesen Gleichungen bedeutet M das Molekulargewicht oder bei Elektroliten das scheinbare Molekulargewicht, p das Gewicht des gelösten Stoffes, g das Gewicht des Lösungsmittels, d die Gefrierpunktserniedrigung, D die Siedepunktserhöhung, c die molekulare Gefrierpunktserniedrigung (für Wasser 18,5) und C die molekulare Siedepunktserhöhung (für Wasser 5,1).

Hiernach konnte ich den Wert des Dissoziationsgrades, den ich mit Hilfe der Cuphea-Samen für Chlornatrium bestimmt hatte, mit den Werten, die ich aus den Ergebnissen der drei obengenannten physikalischen Methoden berechnet hatte, miteinander vergleichen.

Außer Saccharose- und Chlornatriumlösungen habe ich noch Lösungen von anderen Stoffen benutzt, um die Haare der Cuphea-Samen nach der oben dargelegten Methode zu studieren. Aus den Konzentrationen der isotonisch sich zeigenden Chlornatrium- und Saccharoselösungen und Chlornatrium- und Glyzerinlösungen habe ich unter Berücksichtigung

---

1) F. Kohlrausch und L. Holborn, Das Leitvermögen der Elektrolyte, insbesondere der Lösungen. Leipzig 1898, B. G. Teubner.

2) H. Landolt und R. Börnstein und A. Roth, Physikalisch-chemische Tabellen, 4. Aufl. Berlin 1912, Julius Springer.

des Dissoziationsgrades des Chlornatriums das Molekulargewicht der Saccharose und des Glyzerins berechnet. Die erzielten Resultate habe ich in den folgenden Tabellen zusammengefaßt.

(S. Tabellen pag. 406—411.)

Vergleicht man die in den Tabellen angegebenen mit den Cuphea-Samenhaaren bestimmten Werte für die Molekulargewichte von Nichtelektrolyten und die Dissoziationsgrade von Elektrolyten mit den Werten, die nach chemischen und physikalischen Methoden erzielt worden sind, so muß man bei näherer Überlegung gestehen, daß im allgemeinen die Ergebnisse sehr befriedigend sind. Dieselben geben zu einigen Bemerkungen Anlaß.

Was die Bestimmung des Molekulargewichts der Saccharose und des Glyzerins betrifft, so bemerke ich, daß man zu den besten Resultaten gelangt, wenn man annimmt, daß in isotonischen Lösungen bei gleichen Mengen Wasser gleichviel Moleküle oder Moleküle und Ionen anwesend sind und nicht in gleichen Volumina solcher Lösungen. Bei der Bestimmung des Dissoziationsgrades erhielt ich im allgemeinen bessere Resultate, wenn ich von der Annahme ausging, daß in den isotonischen Lösungen gleichviel Moleküle oder Moleküle und Ionen bei gleichen Mengen Wasser vorhanden sind. Besonders bei Anwendung von Saccharoselösungen gingen die Resultate auseinander, weil Saccharose ein hohes Molekulargewicht hat, und ich deshalb mit konzentrierten Lösungen arbeiten mußte, bei denen es nicht gleichgültig ist, ob eine gewisse Menge Saccharose in 100 g Wasser gelöst wird oder die Lösung bis auf 100 ccm verdünnt wird.

Von Seiten der Chemiker ist schon darauf hingewiesen worden, daß bei Anwendung konzentrierter Lösungen die Resultate genauer sind, wenn man die Menge Stoff, die in 1 l Wasser gelöst ist, berücksichtigt statt der in 1 l Lösung anwesenden Menge, woran man früher im Anschluß an die kinetische Theorie der Gase den Vorzug gab.

Weiter bemerke ich, daß meine Resultate im allgemeinen besser mit den Werten übereinstimmen, die man aus dem elektrolytischen Leitvermögen, als mit denen, die man aus der Gefrierpunktserniedrigung oder Siedepunktserhöhung herleiten kann. Besonders zeigte sich dies bei den Molekulargewichtsbestimmungen. Nach 10 Bestimmungen erzielte ich im Durchschnitt für das Molekulargewicht der Saccharose 342,1, wenn ich nämlich den Dissoziationsgrad des Chlornatriums aus dem Wert des elektrolytischen Leitvermögens berechnete und annahm, daß in isotonischen Lösungen bei gleichen Mengen Wasser ebensoviel

Bestimmung des Dissoziationsgrades des Chlornatriums

Versuchsnummer	Isotonische Lösungen					
	Gramm des gelösten Stoffes in 100 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 ccm Lösung	
	$C_{12}H_{22}O_{11}$	NaCl	$C_{12}H_{22}O_{11}$	NaCl	$C_{12}H_{22}O_{11}$	NaCl
1	29	2,8	0,847	0,479	0,719	0,475
2	30	2,9	0,877	0,496	0,740	0,489
3	30	3,05	0,877	0,521	0,740	0,516
4	36	3,7	1,052	0,633	0,861	0,626
					im	Durchschnitt:
5	14,600	1,469	0,427	0,251	0,392	0,250
6	16,475	1,617	0,481	0,276	0,437	0,275
7	28,528	2,579	0,834	0,441	0,708	0,437
					im	Durchschnitt:
8	13,922	1,395	0,407	0,238	0,375	0,2375
9	16,475	1,617	0,481	0,276	0,437	0,275
10	27,715	2,505	0,810	0,428	0,692	0,425
					im	Durchschnitt:

Bestimmung des Dissoziationsgrades des Kaliumnitrats

Versuchsnummer	Isotonische Lösungen					
	Gramm des gelösten Stoffes in 100 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 ccm Lösung	
	$C_{12}H_{22}O_{11}$	KNO_3	$C_{12}H_{22}O_{11}$	KNO_3	$C_{12}H_{22}O_{11}$	KNO_3
1	18,057	3,070	0,528	0,304	0,475	0,300
2	20,193	3,765	0,590	0,372	0,525	0,367
3	22,386	3,849	0,654	0,381	0,575	0,375
4	24,064	4,503	0,703	0,445	0,6125	0,4375
5	25,774	5,158	0,753	0,510	0,650	0,500
					im	Durchschnitt:

Bestimmung des Dissoziationsgrades des Kaliumsulfats (eines Elektro-

Versuchsnummer	Isotonische Lösungen					
	Gramm des gelösten Stoffes in 100 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 ccm Lösung	
	$C_{12}H_{22}O_{11}$	K_2SO_4	$C_{12}H_{22}O_{11}$	K_2SO_4	$C_{12}H_{22}O_{11}$	K_2SO_4
1	19,122	4,406	0,559	0,253	0,500	0,250
2	19,836	4,852	0,580	0,278	0,517	0,275
					im	Durchschnitt:

in wässeriger Lösung mit Saccharoselösungen.

Dissoziationsgrad von NaCl berechnet			Dissoziationsgrad von NaCl mit Cuphea-Haaren bestimmt		
aus dem elektrolytischen Leitvermögen	aus der Gefrierpunktserniedrigung	aus der Siedepunktserhöhung	berechnet nach dem Volumen der Lösung	berechnet nach dem Gewicht des Lösungsmittels	Richtschnur: S Stillstand Z Zusammenziehung
0,74	0,80	0,87	0,51	0,77	S
0,74	0,80	0,87	0,51	0,77	S
0,73	0,80	0,87	0,43	0,68	S
0,72	0,80	0,87	0,38	0,66	S
0,73	0,80	0,87	0,46	0,72	
0,79	0,84	0.86	0,57	0,70	Z
0,78	0,83	0,86	0,59	0,74	Z
0,75	0,81	0,86	0,62	0,89	Z
0,77	0,83	0,86	0,59	0,78	
0,79	0,85	0,87	0,58	0,71	S
0,78	0,83	0,86	0,59	0,74	S
0,75	0,81	0,85	0,63	0,90	S
0,77	0,83	0,86	0,60	0,78	

in wässeriger Lösung mit Saccharoselösungen.

Dissoziationsgrad von KNO_3 berechnet			Dissoziationsgrad von KNO_3 mit Cuphea-Haaren bestimmt		
aus dem elektrolytischen Leitvermögen	aus der Gefrierpunktserniedrigung	aus der Siedepunktserhöhung	berechnet nach dem Volumen der Lösung	berechnet nach dem Gewicht des Lösungsmittels	Richtschnur: S Stillstand Z Zusammenziehung
0,77	0,64	0,76	0,58	0,74	S
0,74	0,59	0,74	0,43	0,59	Z
0,73	0,58	0,74	0,53	0,72	Z
0,72	0,53	0,73	0,40	0,58	Z
0,71	0,50	0,73	0,30	0,48	Z
0,73	0,57	0,74	0,45	0,62	

lyten mit ein- und zweiwertigen Ionen) mit Saccharoselösungen.

Dissoziationsgrad von K_2SO_4 berechnet		Dissoziationsgrad von K_2SO_4 mit Cuphea-Haaren bestimmt		
aus dem elektrolytischen Leitvermögen	aus der Gefrierpunktserniedrigung	berechnet nach dem Volumen der Lösung	berechnet nach dem Gewicht des Lösungsmittels	Richtschnur: S Stillstand Z Zusammenziehung
0,58	0,56	0,50	0,60	Z
0,58	0,55	0,44	0,54	Z
0,58	0,555	0,47	0,57	

Bestimmung des Dissoziationsgrades des Kaliumnitrats

Versuchsnummer	Isotonische Lösungen						Dissoziationsgrad	
	Gramm des gelösten Stoffes in 100 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 ccm Lösung		dem elektrolytischen Leitvermögen	
	NaCl	KNO_3	NaCl	KNO_3	NaCl	KNO_3	NaCl	KNO_3
1	1,101	1,911	0,188	0,189	0,188	0,188	0,80	0,79
2	1,359	2,725	0.232	0,270	0,231	0,267	0,79	0,76
3	1,764	3,155	0,302	0,312	0,300	0,308	0,77	0,75
4	1,803	3,330	0,308	0,329	0,307	0,325	0,77	0,75
5	1,949	3,244	0,333	0,321	0,331	0,317	0,77	0,75
6	1,962	3,850	0,335	0,381	0,333	0,375	0,77	0,74
7	2,061	3,720	0,352	0,368	0,350	0,363	0,76	0,74
8	2,283	4.285	0,390	0,424	0,388	0,417	0,76	0,72
9	2,579	4,634	0,441	0,458	0,438	0,450	0,75	0,72
10	2,852	5,555	0,488	0,549	0,483	0,538	0,74	0,71
11	2,901	5,423	0,496	0,536	0,492	0,525	0,74	0,71
12	3,040	5,952	0,520	0,589	0,515	0,575	0,73	0,70
13	4,746	9,897	0,811	0,979	0,800	0,942	0,70	0,65
					im Durchschnitt:		0,76	0,73

Bestimmung des Dissoziationsgrades des Kaliumsulfats

Versuchsnummer	Isotonische Lösungen					
	Gramm des gelösten Stoffes in 100 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 ccm Lösung	
	NaCl	K_2SO_4	NaCl	K_2SO_4	NaCl	K_2SO_4
1	1,321	3,518	0,226	0,202	0,225	0,200
2	1,8	4,4	0,308	0,252	0,306	0,249
3	1,9	4,1	0,325	0,235	0,323	0,233
4	1,9	4,2	0,325	0,241	0,323	0,238
5	3,15	8,4	0,538	0,482	0,533	0,472
6	3,2	8,7	0,547	0,499	0,542	0,489
7	3,5	9,33	0,598	0,535	0,592	0,523
8	3,6	9,6	0,615	0,550	0,608	0,538
					im Durchschnitt:	

in wässeriger Lösung mit Chlornatriumlösungen.

berechnet aus				Dissoziationsgrad von KNO_3 mit den Cuphea-Haaren bestimmt				
der Gefrierpunktserniedrigung		der Siedepunktserhöhung		Dissoziationsgrad von NaCl berechnet aus				
				dem elektrolytischen Leitvermögen		der Gefrierpunktserniedrigung	der Siedepunktserhöhung	Stillstand oder Zusammenziehung
NaCl	KNO_3	NaCl	KNO_3	nach dem Volumen der Lösung	nach dem Gewicht d. Lösungsmittels			
0,85	0,71	0,85	0,78	0,80	0,79	0,84	0,84	Z
0,85	0,66	0,85	0,76	0,55	0,54	0,59	0,59	Z
0,83	0,64	0,86	0,75	0,72	0,71	0,77	0,80	Z
0,83	0.63	0,86	0,75	0,67	0,66	0,71	0,74	Z
0,82	0,63	0,86	0,75	0,85	0,84	0,89	0,93	Z
0,82	0,58	0,86	0,74	0,57	0,56	0,60	0,64	Z
0,81	0,59	0,86	0,74	0,70	0,68	0,73	0,78	Z
0,81	0,55	0,86	0,73	0,64	0,62	0,66	0,71	S
0,81	0,53	0,87	0,73	0,70	0,69	0,74	0,80	Z
0,80	0,48	0,87	0,72	0,56	0,55	0,60	0,66	Z
0,80	0,49	0,87	0,73	0,63	0,61	0,67	0,73	Z
0,80	0,47	0,87	0,72	0,55	0,53	0,59	0,65	Z
0,80	0,39	0,89	0,70	0,44	0,41	0,49	0,56	Z
0,82	0,57	0,86	0,74	0,64	0,63	0,68	0,73	

in wässeriger Lösung mit Chlornatriumlösungen.

Dissoziationsgrad berechnet aus				Dissoziationsgrad von K_2SO_4 mit den Cuphea-Haaren bestimmt			
dem elektrolytischen Leitvermögen		der Gefrierpunktserniedrigung		Dissoziationsgrad von NaCl berechnet aus			
				dem elektrolytischen Leitvermögen		der Gefrierpunktserniedrigung	Stillstand oder Zusammenziehung
NaCl	K_2SO_4	NaCl	K_2SO_4	nach dem Volumen der Lösung	nach dem Gewicht des Lösungsmittels		
0,79	0,60	0,85	0,59	0.51	0,50	0,53	Z
0,77	0,58	0,83	0,56	0,59	0,58	0,62	S
0,77	0,59	0,82	0,57	0,73	0,72	0,76	S
0,77	0,59	0,82	0,56	0,70	0,69	0,73	S
0,73	0,54	0,80	0,48	0,48	0,47	0,50	S
0,73	0,53	0,80	0,48	0,46	0,45	0,49	S
0,72	0,53	0,80	0,47	0,47	0,46	0,51	S
0,72	0,52	0,80	0,46	0.47	0,46	0,51	S
	0,56		0,52	0,55	0,54	0,58	

Bestimmung des Molekulargewichts von

Versuchsnummer	Isotonische Lösungen					
	Gramm des gelösten Stoffes in 100 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 ccm Lösung	
	$C_{12}H_{22}O_{11}$	NaCl	$C_{12}H_{22}O_{11}$	NaCl	$C_{12}H_{22}O_{11}$	NaCl
1	29	2,8	0,847	0,479	0,719	0,475
2	30	2,9	0,877	0,496	0,740	0,489
3	30	3,05	0,877	0,521	0,740	0,516
4	36	3,7	1,052	0,633	0,861	0,626
5	14,600	1,469	0,427	0,251	0,392	0,250
6	16,475	1,617	0,481	0,276	0,437	0,275
7	28,528	2,579	0,834	0,441	0,708	0,437
8	13,922	1,395	0,407	0,238	0,375	0,2375
9	16,475	1,617	0,481	0,276	0,437	0,275
10	27,715	2,505	0,810	0,428	0,692	0,425

Bestimmung des Molekulargewichts von

Versuchsnummer	Isotonische Lösungen					
	Gramm des gelösten Stoffes in 100 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 g Wasser		Mol des gelösten Stoffes in 1000 ccm Lösung	
	$C_3H_8O_3$	NaCl	$C_3H_8O_3$	NaCl	$C_3H_8O_3$	NaCl
1	4,162	1,395	0,452	0,238	0,4375	0,2375
2	4,410	1,506	0,479	0,257	0,4625	0,256
3	4,286	1,617	0,465	0,276	0,450	0,275
4	4,534	1,617	0,492	0,276	0,475	0,275
5	8,487	3,099	0,922	0,530	0,8625	0,525
6	9,141	3,297	0,993	0,564	0,925	0,558

Saccharose mit Chlornatriumlösungen.

Dissoziationsgrad von NaCl berechnet aus			Molekulargewicht von Saccharose mit den Cuphea-Haaren bestimmt				
			Dissoziationsgrad von NaCl berechnet aus				
dem elektrolytischen Leitvermögen	der Gefrierpunktserniedrigung	der Siedepunktserhöhung	dem elektrolytischen Leitvermögen: nach dem Volumen der Lösung	dem elektrolytischen Leitvermögen: nach dem Gewicht des Lösungsmittels	der Gefrierpunktserniedrigung	der Siedepunktserhöhung	Stillstand oder Zusammenziehung
0,74	0,80	0,87	297,7	347,9	336,4	323,8	S
0,74	0,80	0,87	297,6	347,6	336,0	323,4	S
0,73	0,80	0,87	283,7	332,8	319,9	307,9	S
0,72	0,80	0,87	273,6	330,7	316,0	304,1	S
0,79	0,84	0,86	299,8	325,0	311,1	312,7	Z
0,78	0,83	0,86	305,5	335,3	326,2	320,9	Z
0,75	0,81	0,86	316,8	369,7	357,4	347,8	Z
0,79	0,85	0,87	301,8	326,8	316,2	312,8	S
0,78	0,83	0,86	305.5	335,3	326,2	320,9	S
0,75	0,81	0,85	318,4	370,0	357,8	350,3	S
	im Durchschnitt:		300,0	342,1	330,3	322,5	

Glyzerin mit Chlornatriumlösungen.

Dissoziationsgrad von NaCl berechnet aus			Molekulargewicht von Glyzerin mit den Cuphea-Haaren bestimmt				
			Dissoziationsgrad von NaCl berechnet aus				
dem elektrolytischen Leitvermögen	der Gefrierpunktserniedrigung	der Siedepunktserhöhung	dem elektrolytischen Leitvermögen: nach dem Volumen der Lösung	dem elektrolytischen Leitvermögen: nach dem Gewicht des Lösungsmittels	der Gefrierpunktserniedrigung	der Siedepunktserhöhung	Stillstand oder Zusammenziehung
0,79	0,85	0,85	94,8	97,7	94,5	94,5	S
0,78	0,84	0,85	93,5	96,4	93,3	92,8	Z
0,78	0,83	0,86	84,7	87,2	84,9	83,5	S
0,78	0,83	0,86	89,4	92,3	89,8	88,3	Z
0,73	0,79	0,87	87,5	92,6	89,5	85,6	S
0,73	0,79	0,87	88,2	93,7	90,5	86,7	Z
	im Durchschnitt:		89,7	93,3	90,4	88,6	

Saccharosemoleküle wie Moleküle und Ionen .Chlornatrium vorhanden sind. Wenn man berücksichtigt, daß das Molekulargewicht der Saccharose 342,2 ist, so muß man gestehen, daß das obenerwähnte Resultat eigentlich über Erwarten günstig ist, und daß sehr wahrscheinlich das Resultat von 10 anderen Bestimmungen weniger genau sein würde. Berücksichtigt man jede Bestimmung an und für sich, so sieht man, daß einige einige Prozente, von 5—8, zu hoch oder zu niedrig sind, aber bei der Bestimmung des Durchschnittswertes heben die Fehler einander auf.

Bei der Bestimmung des Molekulargewichtes des Glyzerins erzielte ich als Durchschnittswert von sechs Werten 93,3 anstatt 92,1, also auch ein sehr befriedigendes Ergebnis, besonders wenn man berücksichtigt, daß das Protoplasma Glyzerin merklich durchgehen läßt und man deshalb ein zu hohes Ergebnis erwarten konnte. Unter letzteren Bestimmungen gibt es solche, die 5 oder 6 Prozent zu hoch oder zu niedrig sind, aber auch in diesem Fall heben die Fehler einander fast ganz auf.

Wenn man bei der Berechnung des Molekulargewichtes von der Annahme ausgeht, daß in gleichen Volumina isotonischer Lösungen gleichviel Moleküle oder Moleküle und Ionen sind, so weichen die Ergebnisse mehr von den wirklichen Molekulargewichten ab und das gleiche ist der Fall, wenn der Dissoziationsgrad aus der Gefrierpunktserniedrigung und der Siedepunktserhöhung berechnet wird (s. Tabellen). Bei der Bestimmung des Dissoziationsgrades von Elektrolyten kam ich im allgemeinen zu ähnlichen Resultaten; nur Kaliumnitrat macht eine Ausnahme (s. Tabellen).

Im allgemeinen kann man die mit den Cuphea-Samenhaaren erzielten Resultate sehr befriedigend nennen. Diese neue biologische Methode zur Bestimmung des Molekulargewichtes und des Dissoziationsgrades kann mit physikalischen Methoden in Genauigkeit wetteifern. Die Ergebnisse der physikalischen Methoden für die Bestimmung des Molekulargewichtes und des Dissoziationsgrades weichen manchmal bedeutend mehr voneinander ab als die Ergebnisse der oben beschriebenen biologischen Methode von denen, welche man aus den Werten des elektrolytischen Leitvermögens herleiten kann. Von den verschiedenen physikalischen Methoden ist letztere wohl die genaueste. Nach meiner Meinung kann die neue biologische Methode in zweifelhaften Fällen ebensowohl zur Kenntnis des Molekulargewichtes beitragen wie die plasmolytische Methode von Hugo de Vries zur Bestimmung des Molekulargewichtes der Raffinose beigetragen hat.

Vorteile der Methode mit den Cupheasamen sind erstens die geringe Zeit, welche sie beansprucht, zweitens ihre geringen technischen Schwierigkeiten und drittens die leichte Weise, auf welche man das Untersuchungsmaterial aufbewahren kann, so daß man es jederzeit zur Verfügung hat. Vorzugsweise bewahrte ich es in einer Konservierungsflasche unter ungelöschtem Kalk.

Versuche über Permeabilität.

Die Permeabilität des Protoplasmas für verschiedene Stoffe hat man bei den Pflanzenzellen besonders mittels der plasmolytischen Methode studiert. Aus der Tatsache, daß eine eingetretene Plasmolyse nach einiger Zeit wieder verschwindet, schloß man auf die Permeabilität des Protoplasmas für die in der Lösung sich befindenden Stoffe. Auch erklärt man mittels der Permeabilität, wie es kommt, daß die Lösungen vieler Stoffe, um Plasmolyse hervorzurufen, konzentrierter sein mußten als diejenigen anderer Stoffe, die das Protoplasma nicht durchgehen läßt. Von Overton, der besonders ausführliche Untersuchungen über die Permeabilität des Protoplasmas angestellt hat, rühren die sogenannten Permeabilitätsregeln her. Er bringt die Stoffe, je nachdem sie schneller oder langsamer durch das Protoplasma gehen, in verschiedene Kategorien. Alle erdenklichen Fälle kommen nach Overton vor. Es gibt Stoffe, die sehr schnell durch das Protoplasma gehen und Stoffe, die das Protoplasma nicht oder unmerkbar durchgehen läßt. Zu den letzteren rechnet Overton die neutralen Alkali- und Erdalkalisalze. Diese Stoffe scheinen wohl die größten Schwierigkeiten zu liefern und die meisten Meinungsverschiedenheiten veranlaßt zu haben, sofern es die Frage betrifft, ob sie durch das Protoplasma gehen können oder nicht[1]). Dies veranlaßte mich auch mit einigen dieser Salze Versuche anzustellen. Die Permeabilität der Protoplasmaschicht in den Epidermiszellen und Haaren der Cupheasamen zeigt sich dadurch, daß sich die Haare, nachdem man mit einer hypertonischen Lösung die Umstülpung derselben zum Stillstand gebracht und eine geringe Zusammenziehung hervorgerufen hat, nach kürzerer oder längerer Zeit wieder verlängern und die Umstülpung, sei es denn auch langsam, weiter geht.

Bei der verhältnismäßig kleinen Anzahl von Stoffen, mit welchen ich experimentiert habe, konnte ich alle erdenklichen Übergänge von sehr permeabel bis fast impermeabel auffinden. Für Alkohol, Ureum

---

1) R. Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 1914, 4. Auf., pag. 359 f.

und Antipyrin ist das Protoplasma der Epidermiszellen sehr permeabel. Erst mit Spiritus von 40 und 50 Vol.-Proz., was mit 6,9 und 8,6 Mol Alkohol in 1 l des Gemisches übereinstimmt, gelang es, die Umstülpung der Haare zum Stillstand zu bringen und Zusammenziehung hervorzurufen, während in anderen Fällen, wenn das Protoplasma für den gelösten Stoff nahezu impermeabel ist, gewöhnlich eine Konzentration von 1 Mol per Liter genügt. Nach einiger Zeit verlängerten die Haare sich wieder.

In Ureumlösungen von 1 und 2 Mol Ureum per Liter Lösung fand Zusammenziehung der Haare statt, aber nach einigen Minuten trat wieder Verlängerung und Umstülpung ein. In einer Ureumlösung von 1 g Ureum auf 1 g Wasser, deshalb gut 8,3 Mol auf 1000 g Lösung oder 16,6 Mol auf 1000 g Wasser, fand starke Zusammenziehung statt, aber nach einer Viertelstunde verlängerten die Haare sich wieder und nach einer Stunde ging die Umstülpung wieder regelmäßig weiter.

Nach Überführung von Präparaten mit austretenden Haaren in 50%ige Antipyrinlösung, also in eine Lösung von gut 2,65 Mol Antipyrin auf 1000 g Lösung oder 5,3 Mol auf 1000 g Wasser, konnte ich noch Umstülpung der Haare beobachten. Bald erschien ein Präzipitat im Zellsaft, das aus Kügelchen bestand, die sich zu größeren Kugeln vereinigten. Das baldige Entstehen dieses Präzipitates zeigt auch, daß das Protoplasma Antipyrin leicht durchgehen läßt.

Die Permeabilität der Plasmaschicht in den Epidermiszellen und Haaren für Glyzerin ist geringer als für die drei obengenannten Stoffe, aber sie kann doch leicht nachgewiesen werden. Wenn man Haare in hypertonische Glyzerinlösungen bringt, die gerade hinreichend konzentriert sind, um eine geringe Zusammenziehung hervorzurufen, so kann man nach einigen Minuten konstatieren, daß die Haare sich wieder verlängern. Wenn man die Haare sukzessive in stärkere Glyzerinlösungen überführt, deren Konzentrationen mit $^1/_{20}$ Mol per Liter Lösung aufsteigen, so kann man jedesmal bei den Haaren nach einer geringen Zusammenziehung wieder Verlängerung beobachten.

Hier unten folgt eine Angabe der Verlängerung von drei Haaren in hypertonischen Glyzerinlösungen. In der ersten Spalte sind diejenigen Konzentrationen in Mol per L Lösung angegeben, die eben genügten, um eine geringe Zusammenziehung der Haare zu verursachen, in der zweiten Spalte diejenigen Konzentrationen der Lösungen, in welchen die Präparate während einiger Zeit aufbewahrt wurden und in der dritten Spalte die Länge der Haare in μ zu verschiedenen Zeitpunkten.

Glyzerin.

1	1	11.55: 80, 1.5: 440, 2 Uhr: 1360, 2.10: ganz umgestülpt 1600.
0,950	1	11.55: 180, 1.15: 490, 2.30: ganz umgestülpt.
0,475	0,6	11.50: 264, 3.15: 336, 3.30: 404, 5.30: 580, 11.30: ganz umgestülpt 1320.

Zu den Stoffen, für welche das Protoplasma sehr wenig oder nicht permeabel ist, gehören auch die Salze der Alkalien. Besonders habe ich Versuche mit Chlornatrium und Kaliumnitrat angestellt, um die Frage zu lösen, ob das Protoplasma genannte Salze durchgehen läßt oder nicht. Die Präparate brachte ich in hypertonische Lösungen, deren Konzentrationen gerade genügten, um eine geringe Zusammenziehung der Haare zu verursachen. Um der Verdunstung vorzubeugen, brachte ich die Präparate mit der Lösung in Röhrchen, die mit einem Kork geschlossen wurden. In den folgenden Tabellen sind die erzielten Resultate zusammengefaßt. In der ersten Spalte sind die Konzentrationen der Lösungen in Mol per Liter Lösung angegeben, die noch eben eine geringe Zusammenziehung der Haare verursachten und in welchen die Präparate in den meisten Fällen aufbewahrt wurden. Wenn sie aber in eine konzentriertere Lösung übergeführt wurden, so ist solches in der zweiten Spalte angegeben. In der dritten Spalte ist die Länge der Haare zu verschiedenen Zeitpunkten in μ angegeben.

Chlornatrium.

0,400		$9^1/_2$ Uhr: 277, $10^1/_2$ Uhr: 277, 2 Uhr: 315, 3 Uhr: 345, $3^1/_2$ Uhr: 352.
0,450		10 Uhr: 120, $10^1/_2$ Uhr: 127, $11^1/_2$ Uhr: 127, 2 Uhr: 180, 4 Uhr: 225.
0,450		5. Aug. 9.50: 367, 11.20: 367, 2 Uhr: 382, $3^1/_2$ Uhr: 389, $8^2/_4$ Uhr: 396, 6. Aug. abends $7^3/_4$ Uhr: 750, $11^1/_4$ Uhr: 885, 7. Aug. mittags 12 Uhr: 1185, 5 Uhr: 1230, 10 Uhr: 1305.
0,450		5. Aug. 9.50: 150, 11.20: 150, 2 Uhr: 165, $3^1/_2$ Uhr: 180, $8^3/_4$ Uhr: 240, 6. Aug. abends $7^3/_4$ Uhr: 660, $11^1/_4$: 735, 7. Aug. mittags 12 Uhr: 990, 5 Uhr: 1095, 10 Uhr: 1290.
0,500		2 Uhr: 472, 7 Uhr: 630.
0,525		25. Sept. morgens: 124, 26. Sept. morgens: 220.
0,700		11 Uhr: 300, 2 Uhr: 300, 5 Uhr: 420.
0,600		4. Aug. $9^1/_4$ Uhr: 75, $11^3/_4$ Uhr: 127, danach übergeführt in
	0,700	stärkere Lösung, 4. Aug. 2 Uhr: 135, 5. Aug. 11 Uhr: 180, 2 Uhr: 180, 6. Aug. abends 11 Uhr: 202, 7. Aug. morgens $11^1/_2$ Uhr: 210.
0,550	0,650	26. Sept. 11 Uhr: 170, 27. Sept. 11 Uhr: 1160, 28. Sept. 2 Uhr: ganz umgestülpt 1848.
0,475	0,675	29. Sept. $11^1/_2$ Uhr: 152, 30. Sept. 1 Uhr: 640, 2. Okt.: ganz umgestülpt.
0,475	0,775	7. Okt. morgens $11^1/_2$ Uhr: 172, abends $11^1/_2$ Uhr: 164, 8. Okt. morgens $10^1/_2$ Uhr: 172, abends $11^1/_2$ Uhr: 176, 9. Okt. mittags $1^1/_2$ Uhr: 200, 10. Okt. morgens 9 Uhr: 260.

Kaliumnitrat.

0,350		10 Uhr: 375, 11 Uhr: 375, 2 Uhr: 900, 2½ Uhr: 1200, 3 Uhr: 1305.
0,400		1. Tag: 120, 2. Tag: 157, 3. Tag: 180.
0,475		10 Uhr: 247, 10½ Uhr: 270, 11½ Uhr: 277, 2 Uhr: 285, 3¾ Uhr: 285.
0,500		10.50: 300, 11.25: 315, 2 Uhr: 555, 5 Uhr: 855, 9 Uhr: 892, am folgenden Tage abends 8 Uhr: ganz umgestülpt.
0,575		Mittags 12 Uhr: 224, 5 Uhr: 500, am folgenden Tage nachmittags 4 Uhr: ganz umgestülpt 1440.
0,600		9½ Uhr: 142, 12 Uhr: 157, 2.20: 172, 3 Uhr: 232.
0,600		2¾ Uhr: 150, 4 Uhr: 292, 5 Uhr: 405, am folgenden Morgen: ganz umgestülpt.
0,775		10 Uhr: 165, 11½ Uhr: 195.
1		11½ Uhr: 375, 2 Uhr: 855, 3 Uhr: ganz umgestülpt.
1		11½ Uhr: 570, 2 Uhr: 1125.
0,575	0,775	5. Okt. 4 Uhr: 152, 6. Okt. 9½ Uhr: 836, 7. Okt. 4 Uhr: 1148, 9½ Uhr: ganz umgestülpt.
0,450	0,750	6. Okt. 11½ Uhr: 252, 4 Uhr: 368, 7. Okt. 9½ Uhr: 1044, 11½ Uhr: 1356.
0,550	0,850	9. Okt. 11 Uhr: 256, 4 Uhr: 440, 10. Okt. 9 Uhr: ganz umgestülpt.

Wie aus den beiden vorstehenden Tabellen ersichtlich ist, geht sowohl Chlornatrium als Kaliumnitrat durch das Protoplasma, was man im Zusammenhang mit der bedeutenden physiologischen Rolle, welche genannte Salze im Pflanzenreich spielen, erwarten konnte. Das Eindringen zeigt sich bei dem einen Versuch etwas eher und deutlicher als bei dem anderen, was wahrscheinlich auch damit zusammenhängt, daß die angewendete Salzlösung in dem einen Fall etwas mehr hypertonisch ist als im anderen. In einer Chlornatriumlösung, die in höherem Grade als die anderen Chlornatriumlösungen hypertonisch war, blieben die Haare während des ganzen ersten Tages verkürzt, später verlängerten sie sich wieder, erreichten ihre anfängliche Länge, und danach ging die Verlängerung weiter. Wenn ich einen Versuch lange Zeit fortsetzte, so konnte ich oft eine völlige Umstülpung des Haares konstatieren. Wenn die Präparate in Wasser übergeführt wurden, so fand bei den Haaren bald eine völlige, ganz normale Umstülpung statt.

Die Permeabilität der Protoplasten der Epidermiszellen ist für Saccharose weniger leicht nachzuweisen als für Chlornatrium und Kaliumnitrat, wie aus der folgenden Tabelle ersichtlich ist.

Saccharose.

0,450	1. Tag morgens 10 Uhr: 196, 10½ Uhr: 196, 11 Uhr: 196, nachts 12 Uhr: 200, 2. Tag abends 11½ Uhr: 200, 3. Tag abends 11½ Uhr: 200.
0,450	1. Tag 11½ Uhr: 260, nachts 12 Uhr: 268, 2. Tag abends 11½ Uhr: 260, 3. Tag abends 11½ Uhr: 260.
0,450	3 Uhr: 190, 11½ Uhr: 208.

0,475		3 Uhr: 296, 11½ Uhr: 332, am folgenden Tage abends 11½ Uhr: 340.
0,500		10. Nov. 3 Uhr: 252, 11. Nov. 1½ Uhr: 256, 13. Nov. 2½ Uhr: 252.
0,525		10. Nov. 3½ Uhr: 396, 11. Nov. 1½ Uhr: 400, 13. Nov. 2½ Uhr: 392.
0,675		6. Nov 3 Uhr: 190, 10. Nov. morgens 9 Uhr: 220, 13. Nov.: 220.
0,825		13. Nov. 3½ Uhr: 352, 14. Nov. morgens 10¾ Uhr: 352.
0,400	0,500	1. Tag mittags 12 Uhr: 148, nachts 12 Uhr: 144, 2. Tag nachts 12 Uhr: 140, 3. Tag nachts 12 Uhr: 140.
0,675	0,775	6. Nov. 3 Uhr: 134, 10. Nov. morgens 9 Uhr: 130.
0,725	0,800	13. Nov. 4 Uhr: 112, 14. Nov. morgens 11 Uhr: 108, 15. Nov. 4 Uhr: 106.

Aus vorstehender Tabelle geht hervor, daß die Saccharoselösungen nur in sehr geringem Maße hypertonisch sein dürfen, will man noch eine Verlängerung der Haare beobachten. In stärkeren Lösungen tritt keine Verlängerung ein, dagegen wohl eine Zusammenziehung. In Lösungen, die in sehr geringem Maße hypertonisch sind, tritt die Verlängerung oft erst nach geraumer Zeit ein, worauf manchmal später eine geringe Zusammenziehung folgt. Oft habe ich konstatieren können, daß diese Zusammenziehung mit einer Streckung des noch nicht umgestülpten Teiles des Haares verbunden war, der sich z. B. von 266 μ bis auf 298 μ oder von 280 μ bis auf 336 μ verlängerte. Die Zusammenziehung des Haares und die Streckung des noch nicht umgestülpten Teiles zeigen beide, daß der Turgor abgenommen hat, was gewiß wohl mit einer geringen Permeabilität des Protoplasmas für die im Zellsaft gelöste Substanz zusammenhängt, von welcher mehr Moleküle aus dem Protoplast treten als Saccharosemoleküle in denselben eindringen.

Wenn die Präparate aus den Zuckerlösungen in Wasser übergeführt wurden, so fand immer eine völlige Umstülpung der Haare statt, welche ganz normal verlief. Während der Versuche hatten die Protoplasten offenbar nicht oder wenigstens nicht merkbar gelitten.

Aus den Versuchen mit Saccharoselösungen schließe ich, daß die Protoplasten der Epidermiszellen der Cupheasamen für Saccharose zwar einigermaßen permeabel sind, aber in geringerem Grade als für Chlornatrium und Kaliumnitrat.

Außer mit den obenerwähnten Stoffen habe ich noch mit einigen anderen Versuche über Permeabilität angestellt, wobei infolge ihrer nachteiligen Wirkung Komplikationen eintraten.

Die nachstehende Tabelle bezieht sich auf die Ergebnisse, die ich mit Lösungen der Weinsäure erhielt.

Weinsäure.

0,575		20. Nov. 11 Uhr: 202, 21. Nov. 3 Uhr: 208, 23. Nov. 3 Uhr: 184, 24. Nov. 11 Uhr: 184.
0,650		20. Nov. 11 Uhr: 156, 21. Nov. 3 Uhr: 160, 23. Nov. 3 Uhr: 140, 24. Nov. 10 Uhr: 132.
0,750		27. Nov. 4½ Uhr: 456, 28. Nov. 9½ Uhr: 464, 29. Nov. 2 Uhr: 448.
0,650	0,700	20. Nov. 4 Uhr: 252, 21. Nov. 3 Uhr: 388, 23. Nov. 3 Uhr: 336, 24. Nov. 10 Uhr: 324.

Aus vorstehender Tabelle ist ersichtlich, daß die Haare in hypertonischen Weinsäurelösungen sich mehr oder weniger verlängern können, woraus ich schließe, daß Weinsäure durch den Protoplast geht und den osmotischen Druck in der Zelle erhöht. Später ziehen die Haare sich zusammen. Bringt man sie danach in Wasser, so verlängern sie sich wieder, aber nur sehr langsam, und mittels Weinsäurelösungen verschiedener Konzentration kann man feststellen, daß der osmotische Druck abgenommen hat. Die Lösungen, mit welchen ich Zusammenziehung hervorrief, waren bedeutend schwächer als die, welche beim Anfang des Versuches Zusammenziehung verursachten. Statt einer Konzentration von 0,575 und 0,650 Mol Weinsäure per Liter Lösung genügte eine Konzentration von 0,400 Mol. Der noch nicht umgestülpte Teil des Haares hatte sich manchmal mehr oder weniger gestreckt und war oft von dem umgestülpten Teil straff umschlossen. Nie wurde nach Überführung in Wasser die Umstülpung vollkommen. Die Weinsäure scheint auf die Dauer nachteilig auf den Protoplast einzuwirken, der im Zellsaft gelösten Stoff duchgehen läßt, wodurch der osmotische Druck abnimmt.

Oxalsäure läßt der Protoplast schneller passieren als Weinsäure. Wenn bei einem Haar mittels einer in geringem Maße hypertonischen Oxalsäurelösung eine geringe Zusammenziehung verursacht worden ist, so nimmt es bald wieder seine anfängliche Länge an, wonach die Verlängerung langsam weitergeht. Die Umstülpung wird jedoch oft nicht vollkommen, selbst nicht nach Überführung in Wasser. Ein langes Liegen in der Oxalsäurelösung führt selbst zu einer Zusammenziehung der Haare. Auch zeigen die Haare manchmal noch andere Abweichungen. Der nicht umgestülpte Teil hatte sich oft einigermaßen gestreckt. In der folgenden Tabelle sind einige der mit Oxalsäure erzielten Resultate angegeben.

Oxalsäure.

0,750		27. Nov. 3½ Uhr: 152, 28. Nov. 2½ Uhr: 760.
0,750		27. Nov. 4½ Uhr: 312, 28. Nov. 3 Uhr: 408, 29. Nov. 3 Uhr: 384, 30. Nov. 3 Uhr: 376.
0,550	0,750	28. Nov. 5 Uhr: 210, 29. Nov. 2½ Uhr: 808.

Nachteiliger als Weinsäure und Oxalsäure wirkt Kupfersulfat ein. Nur einmal habe ich in einer hypertonischen Lösung Zusammenziehung der Haare feststellen können. Gewöhnlich ziehen die Haare sich bald zusammen, was mit Abnahme des osmotischen Druckes verbunden ist.

Während ich im Anfang mit einer Kupfersulfatlösung von 0,825 Mol per Liter Lösung geringe Zusammenziehung hervorrufen konnte, gelang das später nach vorhergehender Überführung in Wasser schon mit Lösungen von 0,525 und 0,425 Mol. Oft konnte ich eine bedeutende Streckung des noch nicht umgestülpten Teiles des Haares beobachten, z. B. von 176 μ bis auf 220 μ. Die umgestülpte Wand umschloß oft straff den nicht umgestülpten Teil des Haares. Wenn die Haare nicht länger als einige Stunden in hypertonischer Kupfersulfatlösung gelegen haben, so kann nach Überführung in Wasser noch vollständige Umstülpung stattfinden. Nach einem längeren Verweilen in der Kupfersulfatlösung kann man nach Überführung der Präparate in Wasser zwar noch eine langsame Verlängerung der Haare konstatieren, aber zu einer völligen Umstülpung kommt es nicht. Die folgende Tabelle bezieht sich auf die Versuche mit den Kupfersulfatlösungen.

Kupfersulfat.

0,750		11 Uhr: 160. 2½ Uhr: 148.
0,825		1. Tag 4 Uhr: 240, 2. Tag morgens 10 Uhr: 228.
0,850		1. Tag 4 Uhr: 712, 2. Tag morgens 11 Uhr: 636.
0,925		Mittags 12 Uhr: 260, abends 10 Uhr: 232.
0,875	0,900	1. Tag 5 Uhr: 200, 8 Uhr: 204, 2. Tag abends 11 Uhr: 160, 3. Tag nachts 12 Uhr: 140.

Aus den vorstehenden Mitteilungen über die Permeabilität des Protoplasmas der Epidermiszellen der Cupheasamen folgt, daß dasselbe alle geprüften Stoffe durchgehen läßt, aber in sehr verschiedenem Maße. Demzufolge ist die Permeabilität für den einen Stoff viel leichter nachweisbar als für den anderen. Giftig auf den Protoplast einwirkende Stoffe verursachen besondere Schwierigkeiten. Für alle geprüfte Stoffe gelang es aber die Permeabilität des Protoplasmas nachzuweisen, auch für Alkalisalze und Saccharose.

Lohnend ist es, die bei Cuphea erzielten Resultate mit denen Overtons zu vergleichen, was zu den folgenden Bemerkungen führt. Im allgemeinen stimmen meine Resultate mit denen von Overton überein. In einigen Punkten weichen beide voneinander ab, was ich dem Umstande zuschreibe, daß Overton mit anderen Objekten Versuche angestellt hat, als ich benutzte. Verschiedene Protoplasten zeigen deshalb Verschiedenheiten in ihrer Permeabilität.

Wie Overton fand ich, daß Äthylalkohol und Antipyrin sehr schnell das Protoplasma passieren. Nach Overton dringen Glyzerin und Ureum bedeutend langsamer in den Protoplast ein und Ureum langsamer als Glyzerin. Ich fand bei den Epidermiszellen der Cupheasamen auch, daß Glyzerin viel langsamer den Protoplast passiert als Alkohol und Antipyrin, was aber Ureum betrifft, so gelangte ich zu einem anderen Resultat. Dieser Stoff dringt bei der Samenepidermis von Cuphea auch sehr schnell in den Protoplast ein. Die Protoplasten verhalten sich deshalb nicht nur verschieden zu verschiedenen Stoffen, sondern sie zeigen überdies auch untereinander Verschiedenheiten.

Schon im Jahre 1888 hat Hugo de Vries[1]) auf eine derartige Verschiedenheit aufmerksam gemacht. In seiner Abhandlung „Osmotische Versuche mit lebenden Membranen" erwähnt dieser Forscher: „Die einzige bis jetzt bekannte Ausnahme bildet bei Tradescantia das Glyzerin, welches aus unbekannten physiologischen Gründen von den Protoplasten leicht durchgelassen wird. In den roten Zellen der Begonia ist solches aber nicht der Fall; mit diesen Zellen gelang es mir denn auch den isotonischen Koeffizienten dieses Körpers genau zu ermitteln."

Ich glaube, daß es empfehlenswert ist, bei dem Studium der Permeabilität noch mehr als es bis jetzt der Fall ist, die Verschiedenheiten der Protoplasten zu berücksichtigen. Wahrscheinlich wird dies neues Licht auf diese Erscheinung werfen, welche man auf verschiedene Weise zu erklären versucht hat, was zu dem Aufstellen verschiedener Theorien Veranlassung gegeben hat, welche Theorien die Verschiedenheiten der Protoplasten nicht berühren und in der Wissenschaft nebeneinander ihre Stelle einnehmen. Die Untersuchungen nach einer Erklärung der Permeabilität sind deshalb vorläufig durchaus noch nicht abgeschlo sen.

1) l. c. pag. 418.

Inhalt.

Seite
Einleitung 359
Unsere gegenwärtige Kenntnis der Epidermiszellen der Samen der Lythraceen 364
Der Bau der Epidermiszellen der Samen von Cuphea lanceolata 365
Die Umstülpung der Haare 374
Die Erklärung der Umstülpung 378
Bestimmung des Molekulargewichts und des Dissociationsgrades von Elektroliten 397
Versuche über Permeabilität 413

Eingegangene Literatur.

Hansen, A., Goethe's Morphologie (Metamorphose der Pflanzen und Osteologie). Ein Beitrag zum sachlichen und philosophischen Verständnis und zur Kritik der morphologischen Begriffsbildung. Gießen 1919, Verlag von A. Töpelmann.

Stäger, R., Erlebnisse mit Insekten. Zürich 1919, Verlag von Rascher & Co.

Koelsch, A., Verwandlungen des Lebens. Zürich, Verlag von Rascher & Co.

Plüß, B., Unsere Getreidearten und Feldblumen. Freiburg i. Br., 4. u. 5. Aufl., Herder'scher Verlag. Preis geb. M. 5,20.

Ders.. Unsere Bäume und Sträucher. 8. u. 9. Aufl. Daselbst. Preis geb. M. 3,20.

Nordhausen, M., Morphologie und Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. (Sammlung Göschen, Nr. 141). Preis M. 1,60 + 50%.

Neger, F. W., Die Nadelhölzer, 2. Aufl. (Sammlung Göschen, Nr. 355). Preis M. 1,60 + 50%.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.